

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie



Vojtěch Kovář

„Small carbonaceous fossils (SCFs)“: současný stav studia

„Small carbonaceous fossils (SCFs)“: state of art

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Konzultant: Mgr. Jakub Vodička

Praha, 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 18.5.2018

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Oldřichu Fatkovi za odborné vedení, ochotu při konzultacích a připomínky k textu.

Dále bych chtěl poděkovat svému konzultantovi Mgr. Jakubu Vodičkovi za uvedení do laboratorních postupů palynologické macerace, dále pak za konzultace a připomínky k textu.

Obsah

Abstrakt.....	3
Abstract.....	4
1. Úvod	5
2. Definice „small carbonaceous fossils“ (SCF)	6
2.1 Vztah SCF k makroskopickým zbytkům	6
3. Rozpouštění horninových vzorků v kyselinách s cílem extrahovat organické mikrofosilie	7
3.1 Standartní metoda palynologické macerace	7
3.2 Metoda macerace k získávání SCF	9
3.3 Rozpouštění horninových vzorků pro získávání organických mikrofosilií za využití detergentů	10
4. Zachování neinkrustovaných částí živočichů.....	10
4.1 Burgess Shale–type preservation.....	11
4.2 Zachování neinkrustovaných částí organismů fosfatizací	13
4.3 Další způsoby zachování neinkrustovaných částí těl.....	14
5. Využití SCF	15
5.1 Paleogeografické rozšíření jednotlivých taxonů	15
5.2 Časové rozšíření jednotlivých taxonů organismů	15
5.3 Systematické zařazení organismů a jejich morfologický popis	16
6. Dosavadní výzkum.....	17
6.1 Ediacaran.....	17
6.2 Kambrium.....	17
Poloostrov Burin, souvrství chapel island a random (Kanada)	18
Souvrství Iontova, souvrství Voosi (Estonsko, Litva, Rusko).....	18
Vrt Serkino-1, skupina Kessyusa.....	19
Pasecké břidlice (Česká republika).....	19
Souvrství Buen (Dánsko, Grónsko).....	20
Souvrství Mount Cap (Kanada)	20
Profily Barrios de Luna a Porma, souvrství Láncara (Španělsko)	21
Souvrství File Haidar (Švédsko)	21
Lom Miaobanpo, souvrství Kaili (Čína, provincie Guizhou).....	22
Souvrství Burgess Shale (Kanada).....	23
Vrt Chigüiro-1 (Kolumbie)	24
Souvrství Deadwood a Earlie (Kanada).....	24

Thorn Hill, noličuky shale, skupina conasauga (USA, Tennessee).....	25
6.3 Ordovik.....	25
Hora Kinnekulle, lannské vápence, holenské vápence (Švédsko)	26
Winneshiek Shale (USA, Iowa)	26
Souvrství whirlpool, souvrství power glen (USA, New York)	26
6.4 Silur	27
Souvrství tuscarora (USA, Pennsylvanie)	27
El Pintado, synklinála Valle, “spodní graptolitové břidlice” (Španělsko)	27
Souvrství halla, klinteberg (Švédsko)	27
Lom Capel Horeb, souvrství upper roman camp (Velká Británie, Wales).....	28
Souvrství Read Bay (Kanada).....	28
Souvrství Downton Castle sandstone (Velká Británie, Anglie).....	28
6.5 Devon	28
Souvrství tyver (Ukrajina).....	29
Vrty BAQA-1, JNDL-3 a JNDL 4, souvrství jauf (Saudská Arábie)	29
Gilboa, souvrství Panther mountain (USA, New York).....	29
Windyfield Chert (Velká Británie, Skotsko)	30
Vrty Klucze 1, Ogrodzieniec 2 a Dyminy IG2, Hornoslezský a Małopolský blok (Polsko)	30
7 Vazba SCF na litologii	31
8 Paleogeografický rozsah SCF	31
9 Závěr.....	33
Přílohy	34
Zdroje	42

Abstrakt

Tato práce se zabývá problematikou Small carbonaceous fossils (SCF). V první části práce je pojem SCF definován a následně jsou představeny palynologické macerační metody užívané k jejich získávání z horninových vzorků a způsoby zachování nebiomineralizovaných organických struktur ve fosilním záznamu. V návaznosti na výše uvedené je diskutován význam SCF pro různé oblasti paleontologie a příbuzných oborů.

Hlavní část práce sestává z popisu jednotlivých publikovaných výskytů SCF od pozdního ediacaranu až po devon. V rámci tohoto popisu je představeno stratigrafické začlenění daného výskytu, litologie, z níž byly dané vzorky odebírány a organismy, které byly mezi nalezenými SCF identifikovány. Všechny lokality fanerozoického stáří jsou dále vyneseny v paleogeografických mapách odpovídajících příslušným útvarům.

V závěru je diskutován široký paleogeografický rozsah výskytu SCF a spektrum litologií a sedimentárních prostředí, ze kterých je možné SCF získat a je nastíněn potenciál pro další studium.

Klíčová slova: organické mikrofosilie a makrofosilie, spodní paleozoikum, tafonomie, palynologické macerační metody

Abstract

The thesis deals with the problematics of Small Carbonaceous Fossils (SCF). In the first part of the thesis the term SCF is defined and the presentation of the main palynological approaches used for extraction of SCFs follows, together with an explanation of preservation processes of non-biomineralized organic structures in sediments. The explanation of significance for palaeontology and related disciplines is discussed.

The main part of the thesis constitutes of descriptions of the individual published SCFs from the late Ediacaran up to the Devonian, together with stratigraphic context and lithology of the published material. The list of taxa, that were possible to identify among obtained SCF material, is included. All the localities of Phanerozoic age are further plotted into paleogeographic maps corresponding with the appropriate periods.

The broad scope of SCF's paleogeographic provenance and the possibility of extraction of SCF from a wide spectrum of lithologies, deposited in various sedimentary environments is discussed and the potential of further studies of SCFs is outlined.

Key words: organic microfossils and macrofossils, early Paleozoic, taphonomy, palynological preparation methods

1. Úvod

Tradičně zažité dělení studia fosilních pozůstatků života na mikroskopické a makroskopické úrovni se poměrně významně liší v zaměření na skupiny studovaných organismů. To je zapříčiněno zejména odlišnými metodickými přístupy, jež jsou při studiu využívány. Nepříliš prozkoumané rozhraní mezi těmito dvěma umělými skupinami fosilií otevírá prostor nejen pro větší možné provázání obou přístupů, ale zejména pro výrazné rozšíření znalostí paleontologie, stratigrafie, paleogeografie i paleoekologie.

V posledních několika letech byl zaveden termín **Small carbonaceous fossils**, označující organické zbytky nalézané v horninách převážně kambroordovického stáří. Za užití nových metodických přístupů je umožněno studium detailních struktur, mnohdy známých dosud pouze z výjimečně zachovaných nálezů. Otevírá se tak prostor mezi mikroskopickým a makroskopickým studiem paleontologie. Tyto fosilie získávané za užití různých metod palynologické macerace otevírají nový, odlišný pohled na mnohé otázky paleobiologie spodního paleozoika.

Cílem této práce je především vytvořit přehled lokalit s nálezy tohoto druhu fosilií, poukázat na analogické nálezy pocházející z celého spodního paleozoika a sledovat jejich vazbu na sedimentární prostředí a litologii, s přihlédnutím na způsob, jakým byly z dané litologie získávány. Společně s tím bude představen paleogeografický kontext těchto lokalit. Takto strukturovaný přehled má zároveň dát čtenáři možnost nahlédnout na rozmanitost těchto fosilií a představit jejich potenciál pro paleontologii a pro studium geologické minulosti.

2. Definice „small carbonaceous fossils“ (SCF)

Small carbonaceous fossils (sensu Butterfield & Harvey 2012) jsou fosilní zbytky organických struktur, mikroskopické až mesoskopické velikosti (tedy měřící řádově desítky až vyšší stovky μm). Tyto fosilie bývají v důsledku diagenese obvykle výrazně stlačené. Převažujícím názorem je, že se jedná o disartikulované části makroskopických organismů (např. Smith et al. 2016, Nowak et al. 2017), případně mohou být některé nálezy interpretovány jako zbytky celých mikroskopických organismů (Harvey et al. 2017).

Obecně v této práci budu uvažovat následující definici: “SCF jsou fosilie s organickou stěnou, které jsou příliš drobné, aby byly identifikovány na povrchu vrstvy, ale větší a méně odolné než ty, které jsou typicky získávány konvenčními metodami palynologického zpracování.” (Harvey & Pedder 2013). Hlavním zájmem této práce budou však SCF živočišného původu od pozdního ediacaranu po devon.

Vedle výše zmíněné definice existují i jiné interpretace pojmu SCF, včetně obecného použití tohoto pojmu i pro jiné skupiny mikroskopických fosilií s organickou stěnou (patrně např. v práci Nagovitsin et al. 2015).

2.1 Vztah SCF k makroskopickým zbytkům

SCF představují fosilní organické zbytky organismů odolné vůči rozkladu. U odumřelých živočichů se jedná nejčastěji o zachování skleritů (Slater et al. 2017), aparátů sloužících ke zpracování potravy (Smith et al. 2015) či různě specializovaných končetin (Harvey et al. 2012a, Nowak et al. 2017).

Taxonomické zařazení SCF přináší mnohá úskalí. Nalézané fosilie představují často jen fragmenty původních organismů. Komplikací je dále i případné poškození studovaných elementů. To může nastat již za života organismu, či bezprostředně po jeho smrti. Zvláště kritické je především období před litifikací horniny (kdy může dojít k poškození v důsledku degradace organického materiálu) a taktéž období následně probíhajících diagenetických procesů. K poškození může docházet i při extrakci z horniny a následné manipulaci s fosilními elementy. Další potenciální problém může představovat i případná absence vhodného srovnávacího makroskopického, ať již fosilního nebo recentního, materiálu. I přes výše uvedené problémy převládá snaha nalézané fosilní elementy zařadit v rámci obecně užívaného taxonomického systému, který je původně založen na studiu recentních organismů. Často proto bývají získané SCF řazeny do dříve stanovených rodů,

v některých případech je dokonce možné odlišit a stanovit i nové, dosud nepopsané druhy (Slater et al. 2017). Je zde tedy významný potenciál vyhnout se klasifikaci v rámci (v paleontologii jinak často užívaných) parataxonomických systémů.

3. Rozpouštění horninových vzorků v kyselinách s cílem extrahovat organické mikrofosilie

Prvním a nejdůležitějším předpokladem k práci s mikroskopickými zkamenělinami je schopnost zamezit kontaminacím mezi jednotlivými vzorky. Kontaminace mohou znehodnotit získaná data, a tím znemožnit přesnou analýzu a poškodit veškeré výstupy vycházející z výzkumu daného vzorku, případně výzkumů či navazujících aplikací a interpretací.

K předejití kontaminace je nutné vzorky popisovat a evidovat, pečlivě čistit veškeré vybavení, případně používat separátní vybavení pro každý vzorek, pokud to podmínky umožňují. V bodech postupu, během nichž je vzorek nejvíce vystaven riziku kontaminace, na tuto skutečnost znovu poukáží.

K získání organických mikrofosilií je nezbytně nutné odstranit anorganickou část horninového vzorku (siliciklastickou i karbonátovou složku). K tomuto účelu jsou aplikovány různé postupy tzv. palynologických maceračních postupů (např. rozpouštění v roztocích různých anorganických kyselin – kyseliny chlorovodíkové, kyseliny fluorovodíkové, kyseliny dusičné aj.). Nejprve bude představena běžně užívaná metoda palynologické macerace, užívaná pro získávání tzv. OWM (= Organic-walled microfossils, např. chitinozoa či elementy skolekodontů). Zde považují za nezbytné upozornit na skutečnost, že metoda rozpouštění musí být přizpůsobena litologickému typu analyzovaného vzorku, předpokládanému způsobu zachování mikrofosilií i studovaným skupinám, mechanickým i chemickým vlastnostem a odolnosti studovaných elementů (případně jedinců) a předpokládané četnosti macerací získaných fosilií.

3.1 Standartní metoda palynologické macerace

Postup chemického rozpouštění horninového vzorku sestává z následujících čtyř fází:

(1) Nejdříve je třeba povrch horninového vzorku zbavit povrchových částí, které mohou obsahovat mladší kontaminanty (tzn. omytí povrchu, mechanické očištění případných nárůstů vytvořených recentními organismy a následné vysušení dále zpracovávané části

vzorku). Výše popsaným postupem očištěná část vzorku je nadrcena na kousky o průměru pod 20 mm a pomocí síta, případně manuálně, je oddělena frakce o odpovídající velikosti. Z této frakce je následně odebráno vhodné množství vzorku. Tato fáze je rozhodující pro zvětšení povrchu rozpouštěné horniny, který je vystaven působení rozpouštějícího média. Již zde je nutné dbát na vysoké riziko kontaminace. Po nadrcení je výše popsaným způsobem oddělená část vzorku propláchnuta vodou, vysušena a je odváženo odpovídající množství dále zpracovávaného vzorku. Množství dále zpracovávaného materiálu se řídí: 1) předpokládaným způsobem zachování mikrofosilií, 2) frekvencí výskytu mikrofosilií v daném litotypu. Na základě výše popsaných parametrů určené vhodné množství horniny je následně umístěno do skleněné nádoby (kádinky), která je označena kódem daného vzorku. Kádinka musí mít dostatečný objem pro další postup laboratorního zpracování. Dále je vhodné, aby tato nádoba měla vyznačenou odměrnou stupnici.

(2) V této fázi je vzorek zalit 20 % kyselinou chlorovodíkovou. Její aplikace vede k postupnému rozpuštění karbonátů. Po vystavení kyselině po dostatečně dlouhou dobu (obvykle odpovídající dvěma týdnům) je následně v nádobě obsažený roztok zředěn vodou a s odstupem minimálně šesti hodin je pak ze středních úrovní sloupce kapaliny opatrně odsáta převažující část roztoku. K tomuto účelu se používá odsávání vývěvou. Na vývěvu je napojena hadice s hlavicí, která je z boku v pravidelných rozestupech, o délce jednoho milimetru, perforována drobnými otvory o průměru nižším než 0,5 milimetru. Otvory jsou rozmístěny v několika podélných řadách. Pro odsávání je nutné ponořit hlavici do vodního sloupce a následně podtlakem odsávat roztok tak, aby nedošlo k nasávání materiálu ze dna kádinky ani kapaliny nacházející se bezprostředně pod hladinou. Následně je nezbytné odstranit sáním z hlavice zbylý roztok a propláchnout ji čistou vodou, což vede k odstranění jakéhokoli nasátého kontaminantu. Po odsátí je vhodné zaznamenat objem odsátého roztoku a znovu doplnit obsah nádoby vodou přibližně do původního objemu. Roztok je takto ředěn až do pH o hodnotě přibližně 4,5.

Po výše popsané druhé fázi zpracování, pokračuje postup zpracování přemístěním částečně rozpuštěného materiálu do plastové (např. polyethylenové) nádoby, pokud možno také opatřené stupnicí. I zde je nutné zabránit kontaminaci. Vzorek je následně zalit 32 % roztokem HF. Ta slouží k uvolnění fosilií ze zbývajících, převážně siliciklastické, dosud nerozpuštěné části původního vzorku. Roztok kyseliny je při postupném rozpouštění vzorku průběžně ředěn analogicky k postupu uvedenému výše v tomto bodě.

(3) Následující fáze je započata opětovným přesunem vzorku do odpovídajícím způsobem označených skleněných kádinek o dostačující velikosti. Zbývající, dosud nerozpuštěná, část vzorku je opět zalita 20 % roztokem kyseliny chlorovodíkové. Následně je roztok krátce přiveden do varu, bezprostředně poté je kádinka odstavena a její obsah je podroben k rozpouštění zbylé karbonátové složky. Reziduální materiál je opakovaně zkoušen skleněnou tyčinkou na obsah nerozpuštěných anorganických materiálů. Po úplném rozpouštění je vzniklý roztok v nádobě opakovaně ředěn vodou způsobem shodným s předcházejícími dvěma fázemi postupu.

(4) V poslední fázi přípravy vzorku je reziduální materiál přesouván a filtrován na soustavě sít o velikosti oka, odpovídající velikosti studovaných objektů (respektive umožňující rozdělení fosilií do velikostních skupin vhodných pro jejich další studium). Následně je propláchnutím rozdělen do frakcí dle velikosti částic. Takto získaný materiál je následně umístěn do média zabraňujícího oxidaci organické hmoty. Vzorek lze následně využít při dalším studiu.

3.2 Metoda macerace k získávání SCF

V roce 2012 byla publikována upravená metodika palynologické macerace (Butterfield & Harvey 2012), využitelná k extrakci SCF z horninových vzorků z jílovitých hornin. Cílem při využití této metodiky je minimalizovat možnost mechanického poškození extrahovaných fosilních zbytků.

Po prvotním očištění od případných povrchových kontaminací (viz podkapitola (1) předchozí kapitoly) je vzorek horniny ponořen do 40 % roztoku HF bez nadrcení na menší úlomky. Po nanejvýš dvou dnech je roztok kyseliny s veškerým extrahovaným materiálem odebrán a naředěn dostatečným množstvím vody, tak aby s tímto materiálem bylo možné bezpečně pracovat. Následně je takto extrahovaný materiál velmi opatrně rozdělen do velikostních frakcí za pomoci sít o vhodné velikosti ok.

K získání vysoce fragilních SCF je třeba nakládat se vzorky během rozpouštění co nejopatrněji, aby nedocházelo k poškození velmi jemných dvoudimenzionálně zachovaných objektů. Tomu je třeba přizpůsobit postup oproti jiným metodám rozpouštění, ačkoliv byly SCF již vzácně získány i za využití běžných metod palynologické macerace, tedy variací výše uvedeného postupu užívaného pro extrakci chitinozoa (např. Smith et al. 2016).

3.3 Rozpouštění horninových vzorků pro získávání organických mikrofosilií za využití detergentů

Příkladem alternativy k rozpouštění horninových vzorků v kyselinách je technika využívající vysoce koncentrované detergenty. Tuto metodiku lze využít pouze pro určité litotypy (typicky s vysokým podílem jílových částic). Její aplikace však umožňuje získání vyššího množství organických elementů z horninového vzorku (Jarochowska et al. 2013) a zároveň ani nedochází v důsledku jejího použití ke ztrátě fosilií jiného než organického složení.

Počáteční kroky jsou obdobné jako u zpracování horninového vzorku kyselinami. Horninový vzorek je očištěn od mladších kontaminací, následně je nadrcen na menší kousky s cílem zvětšení povrchu a je odváženo potřebné množství k dalšímu zpracování.

Ve druhé fázi je připravená část vzorku umístěna do nádoby částečně naplněné detergentem. Tato nádoba je následně uzavřena. Obsah je jednou za 48 hodin opatrně promíchán tak, aby nedocházelo k mechanickému poškození zkamenělin.

Po rozložení matečné horniny je obsah nádoby doplněn vodou tak, aby došlo k naředění roztoku. Následně je roztok postupně rozdělen na jednotlivé frakce na soustavě sít, jež mají zvolenu vhodnou velikost ok k získání různých velikostních frakcí. Získaný materiál je následně pozvolně vysušen a uschován v lihu (či jiném vhodném médiu) k následnému výzkumu. (Jarochowska et al. 2013)

Obdobně jako u předchozího postupu je třeba vyvarovat se možné kontaminace, která je zde ovšem méně pravděpodobná, jelikož je celý postup méně komplikovaný.

4. Zachování neinkrustovaných částí živočichů

Fosilie s organickou stěnou patří ve fosilním záznamu mezi velmi četné. To platí do té míry, že některé z nich (v případě spodního paleozoika skupiny jako graptoliti, chitinozoa a akritarcha) jsou využívány pro účely biostratigrafické korelace sedimentárních celků, včetně určení relativního stáří hornin. Totéž se ovšem nevztahuje obecně na makroskopický fosilní záznam, pro který je zachování nebiomineralizovaných částí organismů méně obvyklé. Jelikož se v případě SCF pohybujeme na rozhraní mikro a makroskopických zbytků, je vhodné se zde poněkud podrobněji zmínit o obou výše jmenovaných, uměle vyčleněných, skupinách.

Jak již bylo uvedeno výše, fosilie některých skupin neinkrustovaných organismů (případně jejich části) jsou ve fosilním záznamu relativně hojné. U některých z nich je významná vazba na určité facie, kupříkladu hojný výskyt graptolitů v dysoxických až anoxických jílovitých až prachovitých sedimentech. V tomto případě se ovšem jedná o vazbu paleoekologickou, nikoliv nutně o tafonomickou bariéru v jiných typech sedimentárních prostředí. Obdobná preference se ovšem netýká výše zmíněných chitinozoí či skolekodontů (čelistních aparátů některých skupin polychaetních červů; Eriksson et al. 2017), jež lze nalézt v různých sedimentárních prostředích.

Makroskopické nálezy a zachování nebiomineralizovaných fosilií je obecně, jak již bylo naznačeno výše, spíše vzácným jevem. Výjimku tvoří formy či struktury tvořené velmi odolnými organickými polymery, jmenovitě graptoliti a dále různé objekty rostlinného původu, obvyklé např. v rámci uhelných slojí. Obecně se jedná o nepříliš odolné struktury, které posmrtně snadno podléhají rozkladu a oxidaci. Lokality, na nichž se fosilie tohoto typu vyskytují, jsou vázány na tzv. zvláštní způsoby zachování. Je však nutné mít na zřeteli, že vymezení této kategorie je do jisté míry subjektivní. Ačkoliv se jedná o běžně užívaný termín, je složité stanovit přesnou hranici, od níž je jakýkoliv proces fosilizace označitelný za „zvláštní způsob zachování“ (Butterfield 1995).

K tomu, aby mohlo dojít k uchování informace o stavbě neinkrustovaných částí organismu, je třeba, aby bylo zabráněno oxidaci původních, tkáň konstituujících, organických biopolymerů. Zde jsou preferenčně zvýhodňovány formy odolnější vůči oxidaci. Další variantou, jak mohou být zachovány je jejich nahrazení jinou, odolnější látkou. Zde existuje několik variant: silicifikace, aluminosilicifikace, pyritizace, fosfatizace či provápnění. Třetí možností je uchování v podobě otisků, tzv. „Ediacaran type preservation“ (Muscente et al. 2017).

4.1 Burgess Shale–type preservation

Prvním zmíněným způsobem zachování, tedy zachováním v podobě organické hmoty, je tzv. „Burgess Shale–type preservation“. Jedná se o fosilizaci organických filmů v mořských břidlicích svrchní části útvaru riphean a spodního až středního kambria (Butterfield 1995, 2003). Sedimentární záznam představovaný těmito břidlicemi vznikl přerušovaně, v krátkých intervalech, sedimentací z turbiditních proudů (Gaines et al. 2012), případně obsahují tyto břidlice lokální vložky vzniklé v neturbiditním režimu (Gabbott & Zalsiewicz in Caron & Rudkin 2009). Těla organismů byla rychle zakryta

těmito turbidity, díky čemuž byla zakonzervována. Experimentálně bylo zjištěno, že primární dopad na míru zachování má v tomto typu prostředí právě rychlost zakrytí a kontakt se sedimentem. Odumřelé organismy se ve vodním prostředí rozkládají jiným způsobem (s jinou posloupností degradace jednotlivých tkání i jinou rychlostí) než uvnitř jílovitého sedimentu (Naimark et al. 2018).

Předpokládá se, že u tkání došlo k pozastavení degradačních procesů z důvodu interakce s okolními jílovými minerály během diagenese. To je zapříčiněno adsorpcí rozkladných enzymů na jílové minerály, což vede k snížení jejich aktivity i o více než 90 %, či dokonce k denuraci některých enzymů. Tento jev je experimentálně prokázán (Butterfield 1990). Vzhledem ke kontaktu omezenému na vnější plochy organismu dochází často pouze k zachování tenkého organického filmu na rozhraní s okolním sedimentem.

Míra interakce jílových minerálů s enzymy závisí především na koncentraci organického uhlíku v sedimentu, mineralogickém složení jílu a s tím spojenými ionty, k jejichž výměně dochází a pH prostředí. K efektivnímu zachování labilních struktur je vhodný sediment s nízkým obsahem organického uhlíku, spíše nižším pH a výskytem reaktivních, expanzivních jílu s výměnnými divalentními ionty (Butterfield 1995).

Další možnou interpretací vzniku „Burgess Shale–type fossils“ je jejich vazba na karbonáty cementované facie (Gaines et al. 2012). Precipitace karbonátu zabránila průniku okysličené vody do sedimentu, a tedy zabránila aktivitě rozkladných mikroorganismů.

Byla též vypořádována absence bioturbace v horizontech, v nichž se vyskytují “Burgess Shale-type fossils” (Allison & Brett 1995).

Významným faktorem procesu “Burgess Shale–type preservation” jsou též mechanické vlastnosti jemnozrnných sedimentů, v nichž jsou těla organismů uložena. Dochází k vyplnění prostoru a fyzické podpoře jejich struktur. Málo propustné prostředí též zabraňuje odvodu metabolitů produkovaných rozkladnými bakteriemi, což vede k poklesu aktivity těchto bakterií (Butterfield 1990).

Současně s primárním procesem zachování organické hmoty těl organismů může docházet též k dalším změnám v její stavbě. Vzhledem k panujícím dysoxickým podmínkám vhodným též k zachování organického materiálu může docházet k pyritizaci. Tato může dosáhnout různého stupně intenzity. Pyritizace má též vliv na zachování jak

makroskopických, tak mikroskopických organických mikrofosilií v rámci „Burgess Shale–type preservation“ (Anderson et al. 2011). Vzácněji jsou též popisovány nálezy fosfatizované (Gaines et al. 2008).

Během pohřbení a následné diagenese v některých případech došlo k aluminosilicifikaci, částečnému nahrazení organické hmoty jílovými minerály (Gaines et al. 2008). Samotná aluminosilicifikace, ve spojení s nízkou mírou bioturbace, je některými autory považována za primární příčinu zachování měkkých tkání v rámci „Burgess Shale–type preservation“ (např. Briggs 2003).

Právě tento tafonomický proces, Burgess Shale–type preservation, je považován za proces vedoucí k zachování některých SCF a takto zachované nálezy stály u definice pojmu SCF (viz Butterfield & Harvey 2012). Z makroskopického záznamu je tento proces známý původně z eponymní lokality Burgess Shale v Britské Kolumbii, popsán je i z jiných lokalit ve světě od svrchního proterozoika až po spodní ordovik (pro přehled např. Butterfield 1995; ordovický výskyt popsán v Van Roy et al. 2015).

„Burgess Shale–type preservation“ je pojem značně široký, který zahrnuje tafonomické a diagenetické procesy na desítkách lokalit v celém světě. Tyto se mnohdy do značné míry liší a je tedy třeba k těmto lokalitám přistupovat vždy s vědomím jejich specifických podmínek.

4.2 Zachování neinkrustovaných částí organismů fosfatizací

Druhá výše zmíněná varianta zvláštních způsobů zachování fosilií je, jak již bylo naznačeno, zastoupena několika typy zachování. Dva zvláštní typy zachování jsou vázány na fosfatizaci, tedy nahrazení původních látek apatitem. Oba jsou vázány na mořské prostředí. Způsoby zachování se dělí na mělkovodnější „Doushantuo–type“ s nadbytkem fosfátů a hlubokovodnější „Orsten –type“, v němž fosfátové minerály prostupují menší část vzorku.

Proces fosfatizace byl pravděpodobně ovlivněn specifickým chemismem některých částí světového oceánu v pozdním proterozoiku a ranném až středním kambriu, respektive v kambriu pozdním (v případě „Orsten–type preservation“).

Mechanismus „Doushantuo–type preservation“ je na rozdíl od „Burgess Shale–type preservation“ vázaný na organickou hmotu podléhající rozkladným procesům. To je obecně typické právě pro ty procesy zachování organické hmoty, při nichž dochází

k mineralizaci (Butterfield 1995). Dochází k atrakci fosforečnanů k rozkladným produktům, a tak k nahrazování původního materiálu. Z toho vyplývá, že touto cestou jsou zachovávány primárně méně odolné části. Kutikuly a další lépe odolávající elementy mohou být zachovány též, ovšem v méně hojném počtu.

Vzhledem k rozdílným tafonomickým procesům zachovává „Doushantuo–type preservation“ obecně jiné typy tkání a potažmo organismů než „Burgess Shale–type preservation“, ačkoliv i zde existuje určitý překryv u některých skupin. Oba způsoby nesou tedy jinou informaci o ekosystému, ačkoliv oba zachovávají nebiomineralizované organismy či jejich části.

Oproti tomu „Orsten–type preservation“ uchovává povrchové elementy, tedy právě kutikuly. Fosilie takto zachované dosahují velikosti do 2 mm a mohou nést velmi detailní morfologické znaky (Butterfield 2003). Tento typ zachování se vyskytuje v karbonátových horninách, objeven byl za užití metodiky typické pro získávání konodontových elementů (tedy pomocí rozpouštění hornin v organických kyselinách, především octové či mravenčí), jež mají obdobné chemické složení (shrnutí viz Eriksson & Waloszek 2016).

Mechanismus „Orsten–type preservation“ nebyl zatím spolehlivě vysvětlen. Interpretace tohoto děje předpokládají jako příčinu např. zvýšené množství fosforu v pórové vodě či lokální nabohacení fosforem z fekálních pelet či rozkladných procesů (Maeda et al. 2011, Shen et al. 2013).

4.3 Další způsoby zachování neinkrustovaných částí těl

Z dalších způsobů zachování lze jmenovat například silicifikaci, známou z karbonátových hornin a evaporitů prekambriického stáří. S poklesem podílu oxidu křemičitého v mořské vodě, v důsledku nástupu biomineralizace organismů pomocí SiO_2 (Butterfield 2003), je v paleozoiku vázána silicifikace mnohdy na terestrické ekosystémy, často na prostředí ovlivněná vulkanickou aktivitou. K silicifikaci též dochází během ranné diagenese ve vazbě na části sedimentárního sledu s výrazným nabohacením jehlic živočišných hub (Giménez–Montsant et al. 1999).

Posledním způsobem zachování je pyritizace, již krátce zmíněná u „Burgess Shale–type preservation“. K tomu, aby došlo k výraznému nabohacení pyritem, je třeba, aby v prostředí bylo malé množství organické hmoty, která by rozkladem uvolňovala sulfidy a zároveň vysoká koncentrace Fe. Tím je umožněna zvýšená koncentrace pyritu právě

v místě rozkládajícího se těla. Dále je nezbytné dosažení vhodného, redukčního prostředí, umožňujícího precipitaci pyritu. Maximální možné rozlišení u pyritizace je o řád nižší než u zachování za pomoci apatitu či jílových minerálů z důvodu vyšší velikosti krystalů pyritu (Briggs 2003).

Z výše uvedeného vyplývá, že různé způsoby zachování spolu mohou souviset a vyskytovat se společně v různých vzájemných kombinacích. Dále se zdá být pravděpodobné, že k fosilnímu zachování měkkých tkání může docházet vícero způsoby v různých prostředích. To znamená, že při studiu fosilií různých lokalit je vhodné brát na zřetel specifické podmínky geologického vývoje daných horninových jednotek.

5. Využití SCF

Studium SCF má potenciální a zatím ne plně využitou hodnotu pro různá odvětví studia fosilních ekosystému, sedimentárních jednotek a jejich možné korelace. Tento potenciál vychází z toho, že studium SCF významně doplňuje existující makroskopický záznam z lokalit se zvláštním způsobem zachování na množství dalších míst a jiných stratigrafických úrovních.

5.1 Paleogeografické rozšíření jednotlivých taxonů

I přes nepříliš dlouhý výzkum SCF existují již práce ukazující, že paleogeografické rozšíření organismů předpokládané dle makroskopického záznamu nemusí být zcela správné a může být záznamem v podobě SCF výrazně doplněno. To je především dáno omezeným rozšířením lokalit se zvláštním způsobem zachování vhodných pro jejich studium.

Příkladem výše popsaného je výzkum některých skupin organismů (např. *Wiwaxia* či Polychaeta), u nichž byl zjištěn výskyt na kontinentech a co je velmi významné, také v zeměpisných šířkách (v době sedimentace dané horniny), z nichž nebyl znám jejich makroskopický záznam (Slater et al. 2017).

Jelikož paleogeografické rozšíření druhů je jedním z významných zdrojů informací pro paleogeografické rekonstrukce, může zpřesnění paleobiogeografie pozitivně ovlivnit právě i přesnost paleogeografických výzkumů.

5.2 Časové rozšíření jednotlivých taxonů organismů

Stejně jako v případě paleogeografického rozšíření, i časový rozsah známého výskytu některých taxonů může být upřesněn nebo expandován díky vyšší pravděpodobnosti

zachování mikroskopických analogů k makroskopickému záznamu (pro srovnání např. Smith et al. 2016, Slater et al. 2017). To může přispět např. ke korelaci tzv. „molekulárních hodin“ (postupu určujícímu stáří vzniku jednotlivých fylogenetických větví dle předpokládané rychlosti kumulace změn v genetické informaci) a tedy k určení stáří rozdělení jednotlivých fylogenetických větví.

Zároveň tento druh studia poskytuje další možnost studia mikroskopických organismů s organickou stěnou a jedná se tedy o zcela novou možnost o výše popsanou korelaci s paleontologickým záznamem i u těchto skupin. Příkladem může být objev mikroskopických korzetek v kambriu (Harvey & Butterfield 2017).

Dále tyto nálezy mohou pomoci při stratigrafickém vyhodnocení a zařazení sedimentárních sekvencí. Příkladem mohou být např. nálezy elementů rodu *Ceratophyton*, typické pro pozdní ediacaran a ranné až střední kambrium. Různé nálezy popsané v rámci tohoto rodu byly interpretovány jako končetiny korýšů (dle Fatka & Konzalová 1995) či elementy pocházejících ze skalidoforních červů (např. Slater et al. 2017).

5.3 Systematické zařazení organismů a jejich morfologický popis

Vzhledem k možnosti porovnání elementů SCF s odpovídajícím makroskopickým záznamem lze přiřadit tyto elementy k jednotlivým druhům či rodům již popsaným, a tedy je mnohdy vztáhnout přímo k běžně používanému „Linneovskému“ taxonomickému systému.

Výše zmíněné, společně s vyšší mírou časového a prostorového rozšíření, umožňuje též popis nových taxonů, a tedy lepší poznání diverzity a provinciality výskytu měkkotělých organismů v ekosystémech z geologické minulosti. Při pečlivém zkoumání zároveň umožňuje i opačný postup, a sice přezkoumat, zda rozdělení vytvořené na vzácných makroskopických nálezech skutečně odpovídá druhovému rozdělení nebo zda se jedná pouze o vnitrodruhovou morfologickou variabilitu (viz Harvey et al. 2011).

Zde je ovšem nutné dbát na potenciální problémy s obecností některých znaků, jejich nedostatečnou výpovědní hodnotou v rámci fylogeneze a případně též s „oversplittingem“, tedy nadbytečným vyčleňováním nových taxonů při nedostatečných dokladech pro takovéto oddělení. Příčinou může být např. mylná interpretace vysoké vnitrodruhové variability nebo interpretace vícero rozdílných elementů náležejících jednomu organismu jakožto důkaz existence vícero druhů.

6. Dosavadní výzkum

6.1 Ediacaran

Většina prací věnujících se SCF byla zaměřena na materiál kambrického stáří. Výjimku tvoří jen několik prací, z nichž se aktuálně jediná věnuje nálezům z ediacaranu.

Výše zmíněná práce se zaměřuje na fosilie získané metodou palynologické macerace (za užití kyselin chlorovodíkové a fluorovodíkové) z horninových vzorků odebraných z vrtného jádra vrtu Łopiennik IG-1.

Stratigraficky náleží popsané vzorky do spodní části włodawského souvrství. Toto souvrství sestává z siliciklastických hornin, především z pískovců a břidlic (Moczyłowska 1991). Sedimentární prostředí je interpretováno jako nejmělkčí část šelfu s vlivem tidálních procesů. Włodawské souvrství leží na rozhraní útvaru ediacaran a kambria. Za užití kombinace metod radioizotopového datování a biostratigrafie bylo určeno stáří odebíraných vzorků do období mezi 551 ± 4 a 541 ± 1 milióny let.

V reziduu po rozpouštění byly nalezeny především zbytky řas a sinice. Dále byl z těchto vzorků popsán výskyt elementů rodu *Valkyria*, jehož interpretace není zatím jednoznačná.

SCF byly z těchto vzorků získány elementy spíše méně, pravděpodobně kvůli užití metodiky, jež na ně nebyla primárně zaměřena. Nálezy byly popsány jako sklerity. Jedná se především o elementy řazené do rodu *Ceratophyton*. Dále byly nacházeny fragmenty skleritů komplexní stavby, s jedním v podstatě plně zachovaným nálezem, řazených dle stávající interpretace ke kmeni Priapulida (Moczyłowska et al. 2015).

6.2 Kambrium

Jak již bylo zmíněno výše, většina prací zabývajících se SCF je věnována kambrickému materiálu. Jedná se o lokality nacházející se na různých místech světa. Nejvyšší počet lokalit s publikovanými nálezy SCF kambrického stáří se nachází v Severní Americe (především v Kanadě) a v Evropě, dále pak v Číně, na Sibiři a také v Jižní Americe a Austrálii (viz Příloha 1). Paleogeografické rozmístění níže popsaných jednotek je vyznačeno v Příloze 2.

Další skutečností, na niž bylo poukázáno již dříve, je vazba části výzkumů SCF na lokality v oblastech, kde již dříve byly studovány jejich makroskopické protějšky v podobě např. v rámci burgesských břidlic. Příkladem jsou různé formy skleritů mnohoštětinatých červů, fosilní zbytky zástupců kmene Priapulida či elementy náležející

jedincům rodu *Wiwaxia* (viz výše). Téměř obecně lze kambrická SCF popsat jako mikroskopické protějšky “Burgess Shale–type preservation”.

Významným jevem, popsaným z několika lokalit (např. v pracích Slater et al. 2017, Slater et al. 2018a) je též vztah mezi SCF a v kambriu významnou skupinou fosilií SSF (tzv. “small shelly fossils”). Byly popsány elementy SCF velmi podobné dříve popsaným SSF. Tato podobnost byla natolik výrazná, že umožnila přiřazení těchto elementů s organickou stěnou do rodu používaného pro SSF. Předpokládá se, že toto zdvojení záznamu mohlo být způsobeno změnami v průběhu diagenese a sice buď nahrazením původně organických struktur fosfátem, a nebo naopak rozpuštěním fosfátu a zachováním pouze organické složky. Je pravděpodobné, že u různých skupin mohlo docházet k jedné či druhé variantě (Slater et al. 2018a).

Poloostrov Burin, souvrství chapel island a random (Kanada)

Souvrství chapel island sestává z jílovců, prachovců a pískovců, místy s vrstvami karbonátů. V rámci výše jmenovaného souvrství byl na poloostrově Burin definován stratotyp pro spodní hranici kambria. Souvrství random je tvořeno převážně pískovci s menšími tělesy prachovců a konglomerátů. Tato souvrství vznikala v mořském šelfovém prostředí, v hloubce dosahu běžného vlnění. Vlivem relativního pohybu mořské hladiny jsou zde zaznamenána různá sedimentární prostředí od sedimentů příbřežních po vnější šelf (Palacios et al. 2017).

Palynologickými maceračními postupy, za užití kyseliny fluorovodíkové, byly zpracovány vzorky odebírané z jílovitých až prachovitých úrovní vybraných částí výše popsaných souvrství. Z obou souvrství byla popsána akritarcha. Dále byly z bazální části druhého členu souvrství chapel island (tedy z hraničního intervalu útvarů ediacaran–kambrium) popsány elementy rodu *Ceratophyton* (interpretace viz kapitola 5.2 Časové rozšíření skupin organismů).

Ze souvrství random byly popsány také SCF. Jednalo se opětovně o rod *Ceratophyton*. Dále byly popsány elementy pocházející ze skalidoforních červů (Palacios et al. 2017).

Souvrství lontova, souvrství voosi (Estonsko, Litva, Rusko)

Souvrství lontova sestává především z jílovců a prachovců, v některých úrovních střídajících se s pískovci. Laterálně navazující souvrství voosi obsahuje více pískovců,

časté jsou glaukonitické pískovce. Jílovce se vyskytují převážně v jeho nejsvrchnější části (Slater et al. 2018a).

Obě tato souvrství vznikala na mělkém šelfu, v dysoxických podmínkách. Jejich rozdělení odpovídá původním změnám sedimentace v závislosti na vzdálenosti od pobřeží. Stářím pokrývají celý terreneuv a zasahují mírně i do oddělení 2 kambria (Slater et al. 2018a). Tato souvrství nebyla vystavena výraznějšímu pohřbení a jílovce jsou jen slabě litifikovány (Raidla et al. 2006).

Horninové vzorky byly odebírány ze dvou povrchových odkryvů a tří vrtných jader, z nichž pouze jeden vrt byl proveden v souvrství voosi, zbytek vzorků pocházel ze souvrství lontova. Analyzované vzorky představovaly jílovce až jemnozrnné pískovce. Vzorky byly zpracovány pomocí metodiky k extrakci SCF (Slater et al. 2018a).

Ze vzorků byla popsána akritarcha, dále byly získány vláknité mikrofosilie a množství tubulárních a vrstvených organických mikrofosilií, včetně nového taxonu *Retiranus balticus*. Tato struktura, řazená mezi SCF je nejasného systematického zařazení.

SCF prokazatelně živočišného původu byly zastoupeny elementy řazenými mezi protokonodonty (ač nejsou fosfatické) k rodu *Protohertzina*. V rámci tohoto rodu byly popsány jako druh *Protohertzina compressa*. Tyto fosilie jsou interpretovány jako ostny patřící jedincům kmene Chaetognatha. Poslední popsanou skupinou jsou elementy popsané jako sklerity různých skalidoforních červů (Slater et al. 2018a).

Vrt Serkino-1, skupina kessyusa

V této oblasti na severovýchodě Sibíře (u řeky Molodo) odebrán vzorek z šedozelených jílovců. Toto souvrství vznikalo ve svrchní části oddělení terreneuv (Nagovitsin in Grazhdankin & Marusin 2011, Nagovitsin et al. 2015).

Kromě makroskopických nálezů zde byla získána acantomorfni akritarcha a vláknité formy organických mikrofosilií. Dále byly popsány různé sklerity, často přiřaditelné rodu *Ceratophyton* a také nález elementu řazeného mezi Protoconodonta (Nagovitsin in Grazhdankin & Marusin 2011).

Pasecké břidlice (Česká republika)

Pasecké břidlice náleží holšinsko-hořickému souvrství příbramsko-jinecké pánve. Jedná se o až 10m mocnou vrstvu zeleně zbarvených jílovitých břidlic. Jsou interpretovány jako brakické, případně lagunární prostředí (Havlíček in Chlupáč et al. 1998). Holšinsko-

hořické souvrství do regionálního stupně Issendalenian (Geyer et al. 2008 in McCann (ed.)), odpovídajícího přibližně spodní části oddělení 2 (Peng et al. in Gradstein et al. 2012). Pasecké břidlice obsahují makroskopickou faunu, jež představuje součást nejstaršího popsaného ekosystému z prostředí brakických vod na světě (Chlupáč in Chlupáč et al. 2011).

Ze vzorků z této stratigrafické jednotky byly za pomoci standardních palynologických metod získány organické mikrofosilie. Mezi nimi byly popsány fosilie bakteriálního původu a akritarcha (Fatka & Konzalová 1995).

Elementy druhu *Ceratophyton vernicosum*, též získané z této vrstvy, byly interpretovány jakožto segmenty z exopoditu jedince podtřídy *Copepoda* (Fatka & Konzalová 1995). Jedná se zde tedy také o SCF, ovšem v širším pojetí než v původní definici (Butterfield & Harvey 2012), jež vázala jejich výskyt na “Burgess Shale–type preservation”.

Souvrství buen (Dánsko, Grónsko)

Souvrství buen je tvořeno především hrubozrnnými pískovci s tělesy jemnozrnějších siliciklastických hornin (až jílovců) (Slater et al. 2018b). Vzniklo sedimentací na šelfu během oddělení 2 kambria. Vzorky pocházející z jílovitých břidlic byly šetrně macerovány v kyselině fluorovodíkové (viz kapitola o získávání SCF).

Popsány byly nejstarší fragmenty polostrunatců třídy Pterobranchia. Dále byly nalezeny části kutikul z členovců různého původu (přiřazeny byly k trilobitům a bradoriidním členovcům) a ostny byly přiřazeny k rodu *Isoxys*.

Třetí skupinou SCF byly faringeální zuby a skalidy z priapulidů. Dále byly nalezeny též elementy interpretované jako protokonodonti a též helen z hyolitha.

Spolu s těmito nálezy byla získána též leiospheridní a akantomorfní akritarcha, struktury bakteriálního původu a koprolity (Slater et al. 2018b).

Souvrství mount cap (Kanada)

Toto souvrství sestává ze tří nižších jednotek. Na bázi leží sled glaukonitických pískovců s dolomity a prachovci. V jejich nadloží se vyskytují zelené až šedé břidlice prokládané polohami karbonátů s asociovanými fosfatickými krustami. Ve svrchní části pak pokračuje sled černými břidlicemi, dolomity a silicity. Toto souvrství náleží do oddělení 2 kambria (Harvey & Butterfield 2008).

Za pomoci macerace v kyselině fluorvodíkové byly z břidlic z jádra Bele drillcore O-35 (z oblasti Colville Hills) extrahovány elementy, které byly interpretovány jako součásti komplexního čelistního aparátu druhu z podkmene Crustacea (Harvey & Butterfield 2008) Dále zde byly popsány sklerity a čelistní aparáty rodu *Wiwaxia* případně *Odontogriphus* (Harvey & Butterfield 2011) Též byly z vrtů v oblasti Coleville Hills popsány elementy odpovídající morfologií končetinám a filtračním aparátům branchiopodních korýšů (Butterfield 1994).

Z oblasti Little Bear byly z břidlic extrahovány organicky zachované fragmenty kutikul trilobitů, dále schránky ramenonožců. Byly zde popsány organicky zachované elementy připomínající rod *Rushtonites*, náležející mezi SSF. Tyto vykazují jistou podobnost elementům z bradoriidních členovců (Harvey et al. 2012c) nebo byly též interpretovány jako ostny z hallucigenií (Caron et al. 2013) Taktéž byly získány elementy z *Wiwaxie* (Harvey & Butterfield 2011).

Dále byla též popsána juvenilní stádia hyolithů a jejich části (operculum a heleny) a sklerity chancelloriidů (Butterfield & Nicholas 1996).

Profily Barrios de Luna a Porma, souvrství láncara (Španělsko)

Souvrství láncara sestává ze spodního a svrchního členu. Spodní člen je tvořen sledem alternujících břidlic a dolomitů (jež jsou dále členěny na množství různých lito-facií), svrchní člen pak představuje sled vápenců. Jednalo se o prostředí karbonátové rampy, na níž se v čase měnila výška hladiny a tedy i kolísal přísun klastického materiálu z pevniny (Wotte 2009). Zpracované vzorky byly odebírány z jílovitých poloh. Stáří odpovídá vyšší části oddělení 2 kambria.

Macerací byla extrahována akritarcha a zbytky po sinicích. Z SCF zde byly popsány sklerity náležející rodu *Wiwaxia* (Palacios et al. 2014).

Souvrství file haidar (Švédsko)

Toto souvrství sestává z jemnozrnných až středně hrubých pískovců, prokládaných polohami jílovců a prachovců (se zrnitostní závislostí dle vzdálenosti od pobřežní linie v době sedimentace). Sedimentace probíhala na mělkém epikontinentálním šelfu Baltiky v hloubce dosahu bouřkového vlnění. Stáří sedimentů odpovídá vyšší části oddělení 2 kambria.

Vzorky byly odebrány z jílovců, prachovců i pískovců. Zpracovány byly za pomoci metodiky k extrakci SCF (viz kapitola o metodách získávání SCF). Získány byly ze sedmi vrtných jader.

Vzhledem k vybrané metodice byla zachována akritarcha pouze velmi selektivně.

Dále byly popsány vláknité objekty, které byly identifikovány jako nový druh, *Baltinema rana*. Některé z nich byly nacházeny v asociaci s ostny, odpovídajícími morfologií rodu *Ceratophyton*.

Z fosilií živočišného původu byly mezi SCF identifikovány elementy přiřaditelné ke kmeni Priapulida. Jednalo se o elementy z introvertu (skalidy), faryngeální zuby a háčky. Po analýze těchto elementů bylo ukázáno, že se zde vyskytovaly tři různé morfotypy, z nichž dva byly popsány poprvé. Na základě této rozdílné asociace byl popsán nový rod *Baltiscalida* a jemu náležející druh *Baltiscalida njorda*.

Dále byly popsány ostny, interpretované jako elementy ze skalidoforních červů, často řazené do rodu *Ceratophyton*. Dalšími popsanými elementy byla SCF přiřazená k rodu *Hadimopanella*, popsanému ze fosfatizovaného záznamu (ve formě SSF).

Významnou skupinou SCF popsáných z této oblasti byly štětiny polychaetních červů. I zde byl, vzhledem k morfologickým rozdílům vůči známým fosilním i recentním elementům, popsán nový taxon, *Baltichaeta jormungandr*.

Poslední skupinou pak byly, obdobně jako u mnohých dalších spodnokambrických lokalit, sklerity přiřazené rodu *Wiwaxia* (Slater et al. 2017).

Studium této lokality umožnilo nový, odlišný pohled na diverzitu ekosystémů staršího kambria a na paleobiogeografickou rozmanitost tohoto období.

Lom Miaobanpo, souvrství kaili (Čína, provincie Guizhou)

Souvrství kaili je jednou z jednotek se známým makroskopickým zachováním v rámci “Burgess Shale–type preservation”. Zároveň nepodstoupily horniny v této oblasti výrazné zvětrávání. Rovněž je důležité, že byly pohřbeny pouze mělce. Obě výše jmenované skutečnosti jsou vhodné pro dobré zachování organických mikrofosilií (Harvey et al. 2012c).

V místě odběru vzorků převažovaly jílovce, místy s příměsí prachovité nebo vápnité složky. Dle míry zvětrávání mají tmavě šedou až olivově zelenou barvu. Celé souvrství

se rozprostírá na rozhraní oddělení 2 a 3 kambria. Sestává ze střídající se sekvence karbonátů a jemných siliciklastických sedimentů. Sedimentace probíhala v mořském prostředí, s nízkou energií, ovšem stále ve fotické zóně (Harvey et al. 2012c).

K extrakci elementů byla využita šetrná metoda macerace vyvinutá pro získávání SCF (viz výše; Butterfield & Harvey 2012). Za pomoci této metodiky bylo získáno velmi diferencované spektrum organických fosilií.

Nejčtenější skupinou nálezů byly v odebraných vzorcích vláknité fosilie bakteriálního původu. Dále byly nalezeny též různé struktury řazené mezi akritarcha. Materiály živočišného původu byly z tohoto souvrství popsány i ve vzorcích zpracovaných klasickými palynologickými metodami. Tímto způsobem byly získány nálezy přiřazené ke členovcům (Yin et al. 2009). Za pomoci výše zmíněné, šetrnější metodiky byl nalezen element interpretovaný jako *periostracum* helenu *hyolithida*. Dále byly popsány sklerity *chanceloriidů* a fragmenty organických vrstev ze schránek *ramenonožců*.

Kromě výše jmenovaných byly též nalezeny sklerity řady skupin nebiomineralizujících organismů, především množství skleritů přiřazovaných ke skupině *Wiwaxia*, dále sklerity a pharyngeální zuby s předpokládanou afinitou ke kmeni *Priapulida*.

S určitou mírou nejistoty byly z této lokality též popsány organicky zachované ekvivalenty k elementům rodu *Rushtonites*. Dále zde byly popsány elementy popsané jako součásti raduly měkkýšů a také elementy přisuzované blíže neurčeným členovcům (Harvey et al. 2012c).

Souvrství burgess shale (Kanada)

Toto souvrství sestává převážně z karbonáty bohatých jílovců, střídajících se s tělesy jemnozrnných vápenců. Ty sedimentovaly v prostředí za hranou šelfu, v rámci oceánské pánve (Fletcher & Collins in Caron & Rudkin 2009).

Z burgesských břidlic byly macerací za užití kyseliny fluorovodíkové (viz kapitola o metodách extrakce SCF) získány organické mikrofosilie různého původu. Kromě akritarch (např. *leiosphaeridních* forem), bylo získáno též diverzifikované spektrum SCF. Popsány byly např. sklerity *Wiwaxie* a *priapulidních* červů rodu *Ottoia*, seta rodu *Canadia*, sklerity analogické rodu *Rushtonites* (viz Butterfield 1990, Harvey et al. 2012c). Dále byly popsány též kutikuly členovců z rodů *Marrella* a fosilie popsané jako fragmenty řas rodu *Marpolia* (Butterfield 1990, Butterfield & Harvey 2012).

Vrt Chigüiro-1 (Kolumbie)

Tento vrt byl uskutečněn v pánvi Llanos. Byly odebírány vzorky z jílovců, odpovídajících stářím střední části oddělení 3 kambria. Sedimentace probíhala pravděpodobně v mělčí části šelfu (Smith et al. 2016).

Ke zpracování byly využity jak standardní metody palynologické macerace, tak šetrnější pro získávání SCF. Pomocí obou přístupů byly získány SCF.

Ve výše uvedeném intervalu bylo popsáno společenstvo akritarch. Ve formě SCF byly nalezeny pozůstatky elementů rodu *Wiwaxia*. Jedná se o sklerity a dále také o objekty interpretované jako raduly *Wiwaxie*. Tyto nálezy velmi významně rozšířily známý paleogeografický rozsah tohoto taxonu z původně pouze tropických oblastí do oblastí s vysokými zeměpisnými šířkami (Smith et al. 2016).

Souvrství deadwood a earlie (Kanada)

Souvrství deadwood je velmi heterogenní stavby a značného laterálního i časového rozsahu (Greggs 2000). Vzorky z tohoto souvrství byly získány z vrtů. Ke zpracování byly vybrány z úrovní sestávajících z jílovitých litologií, odpovídajících mělkovodní mořské sedimentaci. Stářím odpovídaly vybrané úrovně oddělení 3 až furongianu.

SCF byly získány šetrnou macerací horninových vzorků za užití kyseliny fluorovodíkové (viz kapitola o získávání SCF). Extrahovány a popsány byly tři rozlišné typy mandibul přiřazených ke třídě Branchiopoda, dále pak elementy interpretované jako mandibuly náležející do tříd Ostracoda a Copepoda. Popsány byly též fragmenty končetin s filtračními aparáty náležející též třídě Branchiopoda (Harvey et al. 2012a,b, Harvey & Pedder 2013). Mimo výše zmíněné nálezy byly objeveny elementy řazené mezi parakonodonty a dále také elementy z paleoskolecidních červů (Butterfield & Harvey 2012).

Významným objevem byl popis nejstarších známých zástupců kmene Loricifera, druhu *Eolorica deadwoodensis* (Harvey & Butterfield 2017).

Ze souvrství earlie (někdy přiřazovaného k souvrství deadwood viz Greggs 2000, Harvey et al. 2012a,b) jsou známy sklerity *Wiwaxie* a sklerity a čelistní aparáty priapulidních červů. Vyjma výše jmenovaných elementů zde byly popsány raduly nejistého systematického zařazení.

I v rámci souvrství earlie byly nalezeny elementy řazené ke třídě Branchiopoda (Butterfield & Harvey 2012).

Thorn Hill, nolicuky shale, skupina conasauga (USA, Tennessee)

Jednotka nolicuky shale je tvořena dvěma členy šedých, zelenošedých až hnědých prachovitých břidlic s tělesy vápenců. Mezi nimi leží člen nolicucky limestones, sestávající z karbonatických hornin (Pedder 2012).

V době sedimentace (oddělení 3 až Furongian) se jednalo o prostředí karbonátové rampy, v subtidálním prostředí, pod dosahem běžného vlnění. Odebrané vzorky náležely jílovito-prachovité litologii. (Harvey & Pedder 2012)

Za pomoci klasických palynologických metod, byla získána akritarcha a dále též SCF. Tyto byly po srovnání s materiálem ze souvrství deadwood interpretovány jako fragmenty mandibul členovců ze třídy Copepoda (Harvey & Pedder 2013). Dále byly popsány elementy interpretované jako mandibuly a jiné končetiny náležející ke třídě Branchiopoda.

Další popsanou skupinou SCF byly nálezy skleritů *Wiwaxie* (Pedder 2012).

Mezi dalšími úrovněmi, z nichž byly popisovány analogické SCF (především sklerity *Wiwaxie*, čelistní aparáty a sklerity priapulidních červů), jsou souvrství forteau, mahto (Kanada), hess river a pika (Kanada) (Butterfield & Harvey 2012). Elementy rodu *Ceratophyton* byly též popsány např. z vrtů Rajbrot 1 a Rajbrot 2 (souvrství rajbrot v horním Slezsku, Polsko; Jachowicz & Moryc 1995), souvrství wrekin quartzite (Velká Británie; Wright et al. 1993) či z Austrálie (např. souvrství ouldbura, parachilna a mernmernské či pararské, andamooké a wilkalwillinské vápence; Zang in Gravestock et al. 2001, Zang et al. 2007) Některé elementy publikované z jižní Austrálie, řazené k rodu *Ceratophyton* (viz Zang et al. 2007, Fig. 10, L nebo Fig. 11, J-M), odpovídají velikostí i morfologií skalidům z priapulidních červů (pro srovnání např. Harvey et al. 2012c).

6.3 Ordovik

Studium SCF ordovického stáří navazuje na nálezy popsané z kambria. Opětovně jsou popisovány např. elementy z priapulidních červů či fragmenty těl korýšů. Paleogeografické rozmístění níže popsaných jednotek je vyznačeno v Příloze 3.

Hora Kinnekulle, lannské vápence, holenské vápence (Švédsko)

Tyto sledy tzv. “orthoceratitových vápenců” vznikaly ve středním ordoviku. Uloženy byly v chladném epikontinentálním moři.

Macerací v kyselině fluorovodíkové a chlorovodíkové byly různé získány organické elementy. Získána byla akritarcha, chitinozoa, diferencované společenstvo skolekodontů a fragmenty graptolitů.

Z SCF byly popsány elementy interpretované jako faryngeální zuby priapulidních červů. Dále byl popsán element, který byl s určitou mírou pochybnosti popsán jako fragment raduly měkkýše (Eriksson et al. 2016).

Winneshiek Shale (USA, Iowa)

Winneshiek Shale se řadí mezi ordovická Lagerstätte, lokality se zvláštním zachováním. Náleží do souvrství st. Peter stáří středního ordoviku. Sestává převážně ze zelenohnědých až šedých břidlic s písčitou příměsí. Dle výskytu pyritu je předpokládán omezený přísun kyslíku. Prostředí je interpretováno jako estuarinní, s přechodem mezi brakickým a mořským charakterem (Liu et al. 2006).

Z této lokality jsou známy sady vláken (setae), někdy tvořících sítě. Přiřazeny byly k vodním členovcům, s možnou příslušností k třídě Branchiopoda.

Druhou skupinou popsaných SCF jsou elementy interpretované jako mandibuly korýšů nebo jako ozubené bazální segmenty končetin drobných eurypteridů či krabů (Nowak et al. 2017).

Souvrství whirlpool, souvrství power glen (USA, New York)

Souvrství whirlpool sestává převážně z křemitých pískovců jemných až středně zrnitých. Ty jsou střídány úzkými tělesy jílovců. Vznikalo sedimentací v mělkomořském prostředí až v příbřežní zóně. Nadložní souvrství power glen je tvořeno tmavými až nazelenalými jílovcí s tělesy pískovců. K sedimentaci tohoto prostředí došlo v prostředí hlubšího moře. Obě tato souvrství jsou svrchnoordovického stáří (Schröer et al. 2016).

Vzorky byly odebrány z jílovitých litologií a zpracovány palynologickou metodikou vhodnou pro získávání SCF (viz kapitola o metodách získávání SCF). Ze souvrství whirlpool byly popsány spory, akritarcha a řasy, dále pak chitinozoa. Z SCF byly získány kutikuly a mandibuly nejistého taxonomického zařazení. V souvrství power glen

dominují skolekodonti, dále se vyskytují též spory, ovšem v nižším počtu, akritarcha a též některé druhy chitinozoí. Z SCF byly popsány elementy interpretované jako žábry blíže neurčených korýšů, dále též kutikuly a mandibuly (Schröer et al. 2016).

6.4 Silur

Silurský záznam SCF se odlišuje od předchozího kambroordovického záznamu. Zastoupeny jsou např. nálezy částí eurypteridů. Druhou významnou skupinou nálezů jsou zbytky po různých skupinách suchozemských členovců. Paleogeografické rozmístění níže popsaných jednotek je vyznačeno v Příloze 4.

Souvrství tuscarora (USA, Pennsylvanie)

Toto souvrství vznikalo v příbřežní části šelfu. Je tvořeno pískovci střídajícími se se zelenými až šedými jílovci. Stářím náleží oddělení llandovery (Johnson 1985, Beck & Strother 2008).

Kromě spor byly z tohoto souvrství popsány úlomky kutikul ze členovců. Byly interpretovány jako tergity eurypteridů a kutikuly štírů (Beck & Strother 2008).

El Pintado, synklinála Valle, “spodní graptolitové břidlice” (Španělsko)

Graptolitové břidlice v této oblasti mají stáří v rozpětí spodní silur až spodní devon. Sled černých břidlic je pouze lokálně přerušen úrovněmi černých silicítů, křemitých břidlic, prachovců a jemných pískovců (Robardet & Gutiérrez-Marco 2004, Loydell et al. 2015)

Užitím palynologické macerace v kyselinách fluorovodíkové a chlorovodíkové byly získány fragmenty graptolitů. Z SCF byly popsány blíže neurčené fragmenty nemineralizovaných kutikul členovců (Loydell et al. 2015).

Souvrství halla, klinteberg (Švédsko)

Obě tato souvrství sestávají z karbonátů s jílem bohatými úrovněmi. V rámci souvrství halla se vyskytují vrstvy bentonitu. Karbonáty vznikaly v lagunárním prostředí. Stářím odpovídá popsaný profil oddělení ludlow.

Vzorky byly zpracovány za užití kyselin chlorovodíkové a fluorovodíkové. Z organických mikrofosilií byla popsána akritarcha, chitinozoa a skolekodonti. Z SCF byly popsány elementy interpretované jako kutikuly eurypteridů a také jejich dýchací orgány (tzv. „kiemenplatten“) (Jarochovska et al. 2016).

Lom Capel Horeb, souvrství upper roman camp (Velká Británie, Wales)

V tomto lomu se nachází jílovce a prachovce stáří svrchního ludlow. Tyto sedimentovaly v příbřežním prostředí (Bassett et al. in Fettes & Harris 1984).

Z tohoto lomu byly, kromě fragmentů kutikul a tubulárních mikrofosilií rostlinného původu, získány elementy interpretované jako fragmenty kutikul členovců. U některých byla navržena příslušnost k eurypteridům nebo k fylokaridním koryšům (rod *Dictyocaris*) (Edwards 1982).

Souvrství Read Bay (Kanada)

Toto souvrství sestává převážně z vápenců střídajících se s pískovci a tělesem šedých až černých prachovitých břidlic, z něhož byly odebírány vzorky. Tyto břidlice byly usazeny v mělkých vodách v příbřežní části mořského dna. Sedimentace souvrství Read Bay probíhala během svrchní části oddělení ludlow.

Izolovány byly elementy popsané jako fragmenty z eurypteridních členovců a dále fragmenty řazené k fylokaridním koryšům (Mcgregor & Narbonne 1978).

Souvrství Downton Castle sandstone (Velká Británie, Anglie)

Vzorky byly odebírány z jílovo-prachovité polohy nabohacené organikou v nadloží ludlow Bone Bed. Toto souvrství bylo ukládáno v mělkém subtidálním až intertidálním příbřežním prostředí. V některých intervalech je předpokládán pokles salinity. Stářím odpovídá oddělení přídolí (Jeram et al. 1990).

Elementy byly získány macerací vzorků v kyselině fluorovodíkové. Identifikováno bylo tělo a různé fragmenty členovců z řádu *Trigonotarbid*, dále pak končetiny a různé fragmenty kutikul řazené ke stonožkám a jiným stonožkovcům (např. rod *Eoarthropleura*; Jeram et al. 1990, Dunlop 1995, Shear & Selden 1995).

Dále byly z tohoto souvrství získány elementy interpretované jako dýchací orgány eurypteridních členovců (Manning & Dunlop 1995).

SCF řazené k eurypteridům byly dále popsány např. z New Yorku (USA) či z ostrova Saaremaa (Estonsko) (Miller in Jansonius & McGregor (ed.) 1996).

6.5 Devon

V rámci devonu byly nalezené SCF popisovány jako kutikuly členovců (relativně četné jsou zde kutikuly eurypteridů), dále pak dýchací aparáty eurypteridů, fragmenty těl

korýšů. Z vzorků podrobených palynologickým maceračním postupům byly též popsány celé mezoskopické organismy (např. Norton et al. 1988, Kethley et al. 1989). Paleogeografické rozmístění níže popsaných jednotek je vyznačeno v Příloze 5.

Souvrství tyver (Ukrajina)

Studovaná část souvrství sestává především z jílovců a prachovců s tělesy karbonátů obsahujících klastické příměsi. Jedná se o mělkomořskou sekvenci přecházející postupně do brakického prostředí. Zařazeno je do spodního devonu (Małkowski et al. 2009, Filipiak et al. 2012).

Macerací za užití kyseliny chlorovodíkové a fluorovodíkové byly získány spory, řasy, akritarcha, chitinozoa a skolekodonti. Dále byly získány fragmenty rostlinných kutikul a pletiv. Z SCF byly popsány elementy interpretované jako kutikuly členovců nejasného taxonomického zařazení (navržena byla příslušnost k eurypteridům či štírům). Další skupinou SCF ze souvrství tyver jsou dýchací aparáty eurypteridů (Filipiak et al. 2012).

Vrty BAQA-1, JNDL-3 a JNDL 4, souvrství jauf (Saudská Arábie)

Souvrství jauf sestává z pestré škály litotypů, především karbonátů, pískovců, prachovců a jílovců. Zpracovávané vzorky sestávaly z jílovců, prachovců a jílem bohatých pískovců. Sedimentární prostředí se v průběhu vzniku tohoto souvrství měnilo, přecházelo od kontinentálních sedimentů, přes lagunární a estuarinní po mělkomořské sedimenty. Toto souvrství náleží do spodního devonu (Breuer 2007a).

Macerací vzorků za užití kyselin fluorovodíkové a chlorovodíkové byly získány elementy popsané jako fragmenty z eurypteridů a vajíčka korýšů třídy Copepoda (Breuer 2007a,b).

Gilboa, souvrství Panther mountain (USA, New York)

Toto souvrství obsahuje polohu černých jílovců usazených v říční deltě. Vznikaly během středního devonu.

Pomocí macerace v kyselině fluorovodíkové byly z jílovců získány elementy z různých skupin členovců. Některé elementy byly interpretovány jako části končetin pavouků a možná též bičovců. Též byly popsány části karapaxu jedinců řádu *Trigonotarbida* (Shear et al. 1984).

Dále byly popsány elementy pocházející z arthropleuridních stonožek (Shear & Selden 1995) a pozůstatky složeného oka, s navrhovanou afinitou k hmyzu. Též byly nalezeny fragmenty kutikul z eurypteridů (Shear et al. 1984, Filipiak & Zatoň 2011).

Kromě fragmentárních nálezů byl izolován též téměř kompletní jedinec přiřazený mezi roztoče řádu *Sarcoptiformes* a dále několik jedinců řazených do řádů *Oribatida* a *Prostigmata* (Shear et al. 1984, Norton et al. 1988, Kethley et al. 1989).

Windyfield Chert (Velká Británie, Skotsko)

Toto těleso silicitů se nachází poblíž silicitů z Rhynie, lokality se zvláštním způsobem zachování (především rostlin studovatelných do mikroskopických detailů). Sdílí s nimi společný vznik a vývoj. Nachází se v sedimentárním sledu, sestávajícím z jílovců s menšími tělesy pískovců a karbonátovými nodulemi. Jedná se o sedimenty vzniklé v kontinentálním prostředí. Bylo navrženo, že k sedimentaci docházelo epizodicky během říčních záplav. Tělesa silicitů vznikla díky činnosti termálních pramenů (Trewin 1994).

Z této lokality byly macerací za užití kyseliny fluorvodíkové získány kutikuly z členovce, jež byly přiřazeny řádu *Trigonotarbida* (Anderson & Trewin 2003).

Vrty Klucze 1, Ogrodzieniec 2 a Dyminy IG2, Hornoslezský a Małopolský blok (Polsko)

Vzorky byly odebírány ze slepenců, pískovců a prachovců získaných z vrtných jader. Sedimentace probíhala v příbřežní části šelfu, v lagunách a na kontinentu. Stáří odebíraných vzorků odpovídá stupňům prag až ems (Filipiak 2011, Filipiak & Zatoň 2011).

Získány byly elementy popsané jako dýchací orgány eurypteridů a dále kutikuly z blíže neurčených členovců (Filipiak & Zatoň 2011).

Existují i další SCF popsané z devonu. Příkladem jsou např. nálezy ze souvrství Onteora (USA, New York), náležejícího ke svrchnímu devonu, odkud byly popsány elementy přiřazené arthropleuridním členovcům (Shear & Selden 1995). Kutikuly náležející eurypteridům byly též popsány z mořských sedimentů svrchnodevonského stáří z centrální a severovýchodní Sahary (Taugourdeau 1967).

7 Vazba SCF na litologii

Z výše uvedeného je patrné, že SCF jsou typicky získávány z jemnozrnných siliciklastických hornin, typicky jílovců. Toto může souviset i s potenciálem jílových minerálů k uchovávání organických biogenních struktur (viz kapitola o zvláštních způsobech zachování). Ovšem získány byly i při rozpouštění vzorků z litologií s vyšší zrnitostí. Relativně četné jsou tak i popisy nálezů získaných z prachovců či jemnozrnných pískovců (Filipiak & Zatoń 2011, Moczydłowska et al. 2015, Slater et al. 2018a). Vzhledem k obecné fragilitě elementů SCF stojí za povšimnutí, že byly popsány již i ze slepenců (Filipiak & Zatoń 2011).

Z karbonátů byly SCF též popisovány (např. Filipiak et al. 2012, Errikson et al. 2016).

Z karbonu jsou nálezy analogických elementů známy též z uhlí (Bartram et al. 1987, Haug et al. 2014).

Zachování SCF je možné i v horninách postižených mírným stupněm metamorfózy, např. v případě Burgess Shale (Harvey et al. 2011). Naopak vliv intenzivního zvětrávání horniny má na výskyt těchto fosilních zbytků negativní dopad (např. Nowak et al. 2016, Slater et al. 2018b).

8 Paleogeografický rozsah SCF

Výskyt SCF je znám z různých paleozoických pevninských celků (viz Přílohy 2–5). Popsány byly z Gondwany (např. Breuer 2007, Palacios et al. 2014, Smith et al. 2016) a jednotek jí blízkých (Fatka & Konzalová 1995, Palacios et al. 2017). Dále jsou SCF známy z Laurentie (např. Butterfield & Harvey 2012, Harvey & Pedder 2013), Baltiky (např. Moczydłowska et al. 2015, Slater et al. 2017) a později Laurusie (např. Shear et al. 1984, Trewin 1994). V neposlední řadě pak jsou popsány též ze Siberie (Nagovitsin in Grazhdankin, D.V. & Marusin, V.V. (ed.) 2011) a jihovýchodní Číny (Harvey et al. 2012c).

Je tedy patrné, že výskyt SCF není prostorově omezen pouze na některé kontinenty či klimatické zóny (viz Smith et al. 2016, Přílohy 2–5).

Zároveň byly elementy přiřaditelné mezi SCF (živočišného původu), získány z různých prostředí od distálních částí šelfu (viz souvrství buen; Slater et al. 2018b) přes příbřežní oblasti a lagunární prostředí (viz pasecké břidlice; Fatka & Konzalová 1995, Chlupáč in

Chlupáč et al. 2011) až po ryze kontinentální prostředí (viz např. Windyfield Chert; Anderson & Trewin 2003, Trewin 1994).

Zde se zdá být důležité, že k uchování některých forem SCF není nutně třeba ani výrazně dysoxické prostředí.

Z výše vyjmenovaného vychází, že studium SCF lze využít k rozšíření či doplnění znalostí o rozlišných ekosystémech ve fosilním záznamu (viz kapitola Využití SCF).

9 Závěr

Toto shrnutí současného stavu SCF doložilo, že **Small carbonaceous fossils** mají potenciál otevřít cestu k hlubšímu pochopení ekosystémů zachovaných ve fosilním záznamu, ať již na lokální úrovni či globální úrovni.

Jak bylo poukázáno výše, jejich zachování není nutně vázáno na jemnozrnné siliciklastické litologie, ač lze rozumně předpokládat, že budou nalézány především v jílovcích a prachovcích. Tomuto předpokladu odpovídá též poměrné zastoupení těchto litotypů mezi studovanými vzorky.

Paleogeografické rozmístění SCF se zdá být relativně rovnoměrné (viz příloha 2), rozdíly v prostorové koncentraci nálezů pravděpodobně odpovídají různé míře prozkoumanosti vybraných oblastí (dobře patrné v příloze 1).

Jakožto poměrně nový neformální termín, ustanovený pouze před několika lety, jsou SCF do značné míry neukotveny a značně nepřesně vymezeny. Dochází tak k tomu, že na jedné straně je tento termín některými autory využíván k označení velmi široké skupiny organických mikrofosilií kambrického stáří (viz Nagovitsin et al. 2015), na straně druhé ovšem jeho užití prozatím nebylo zavedeno pro popis obdobných fosilních zbytků z vyšších stratigrafických úrovní, jak bylo navrženo v této práci. Bylo by vhodné, aby do budoucna došlo k ujednání a lepšímu vymezení tohoto pojmu.

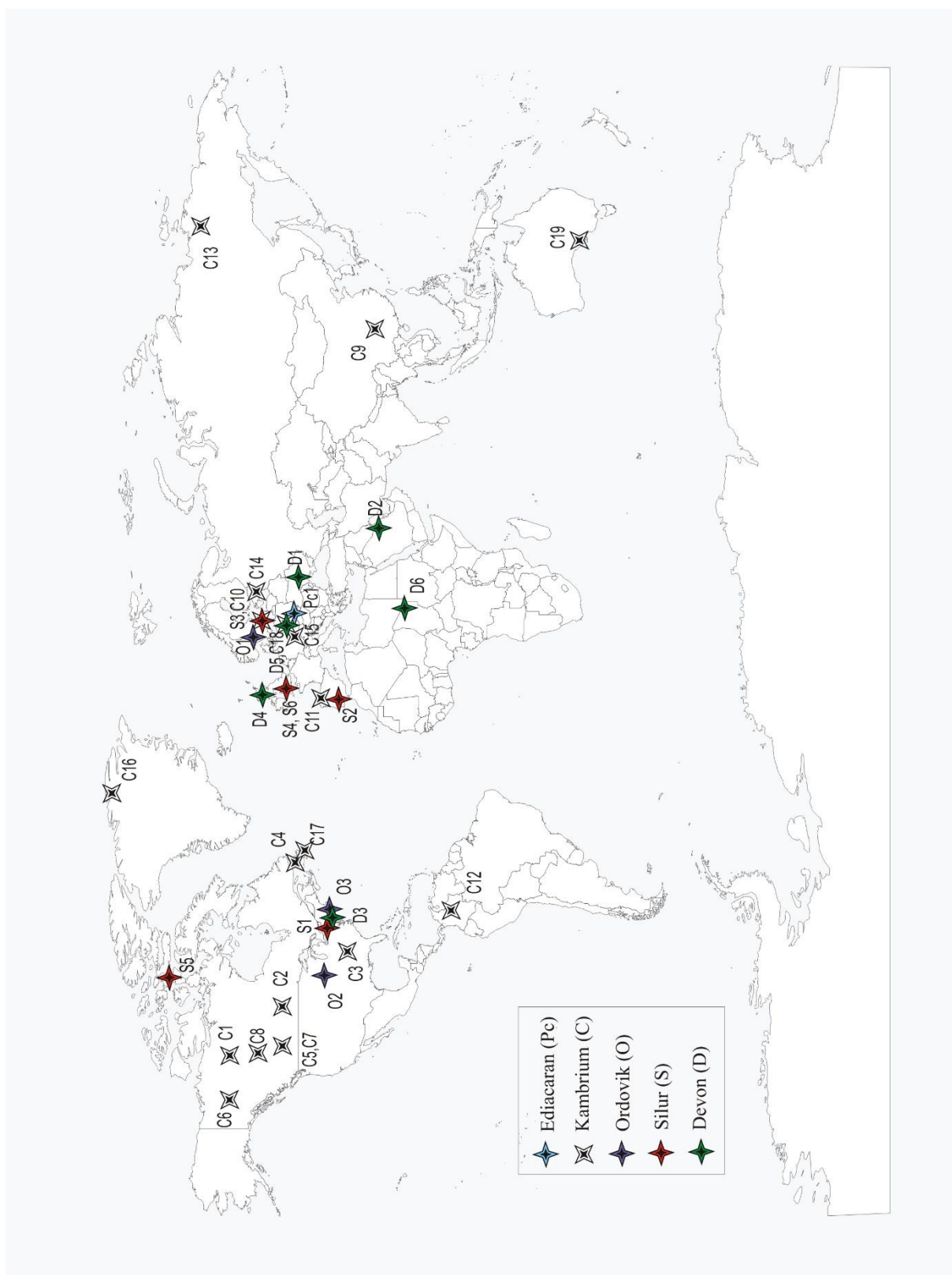
SCF umožňují, při pečlivém zpracování dostupného materiálu, studium organismů, jež byly doposud považovány za spíše či velmi vzácné ve fosilním záznamu. Zároveň již teď byly díky studiu SCF popsány nové, dosud neznámé druhy a také byl významně rozšířen známý stratigrafický rozsah některých dříve známých taxonů.

Význam SCF do budoucna se bude muset teprve potvrdit, ovšem vzhledem k jejich potvrzenému výskytu napříč faciemi, litologiemi, stratigrafickými úrovněmi a vzhledem k jejich významnému (paleo)geografickému rozsahu je pravděpodobné, že se nejedná pouze o ojedinělý fenomén, nýbrž o kategorii fosilií, jejíž význam zatím nebyl plně doceněn. SCF by proto měla být věnována náležitá pozornost.

Přílohy

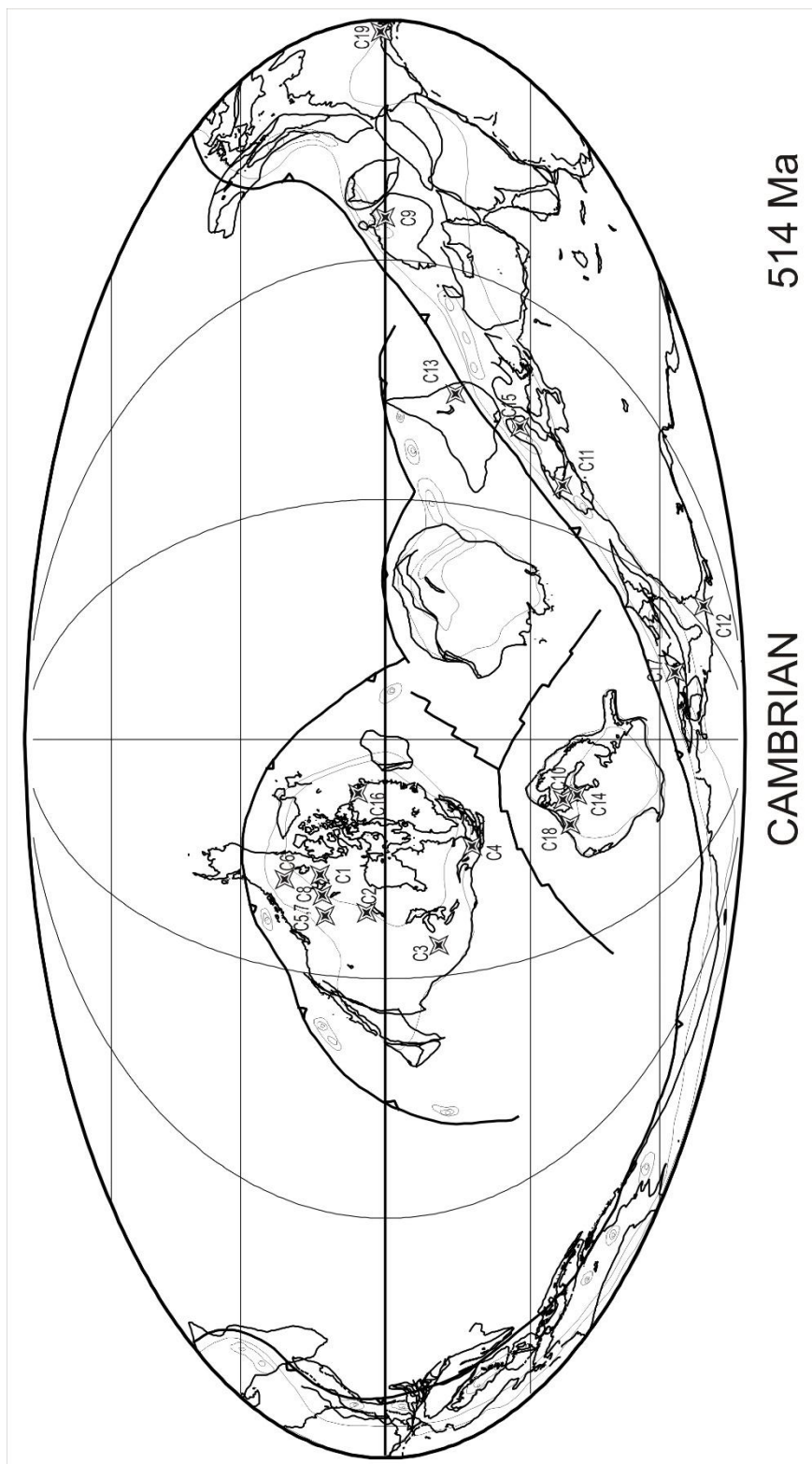
Příloha 1

Mapa současného rozmístění lokalit s popsanými SCF. Seznam lokalit je obsažen v příloze 6.



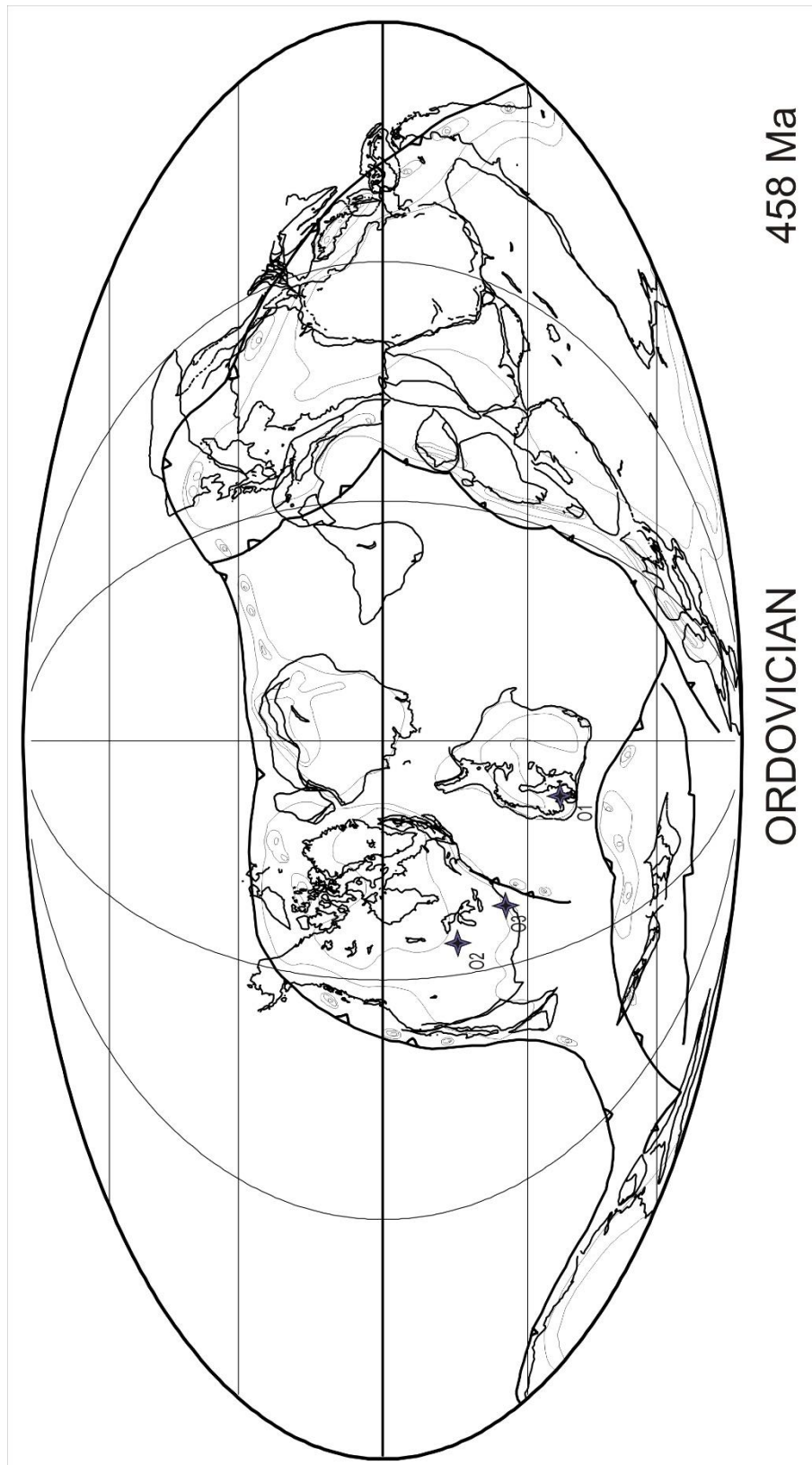
Příloha 2

Mapa rozmístění kambrických lokalit s popsány SCF (viz podkapitola 6.2 Kambrium). Lokality umístěny do mapy představující rozložení kontinentů v oddělení 3 kambria (legenda viz Příloha 1).



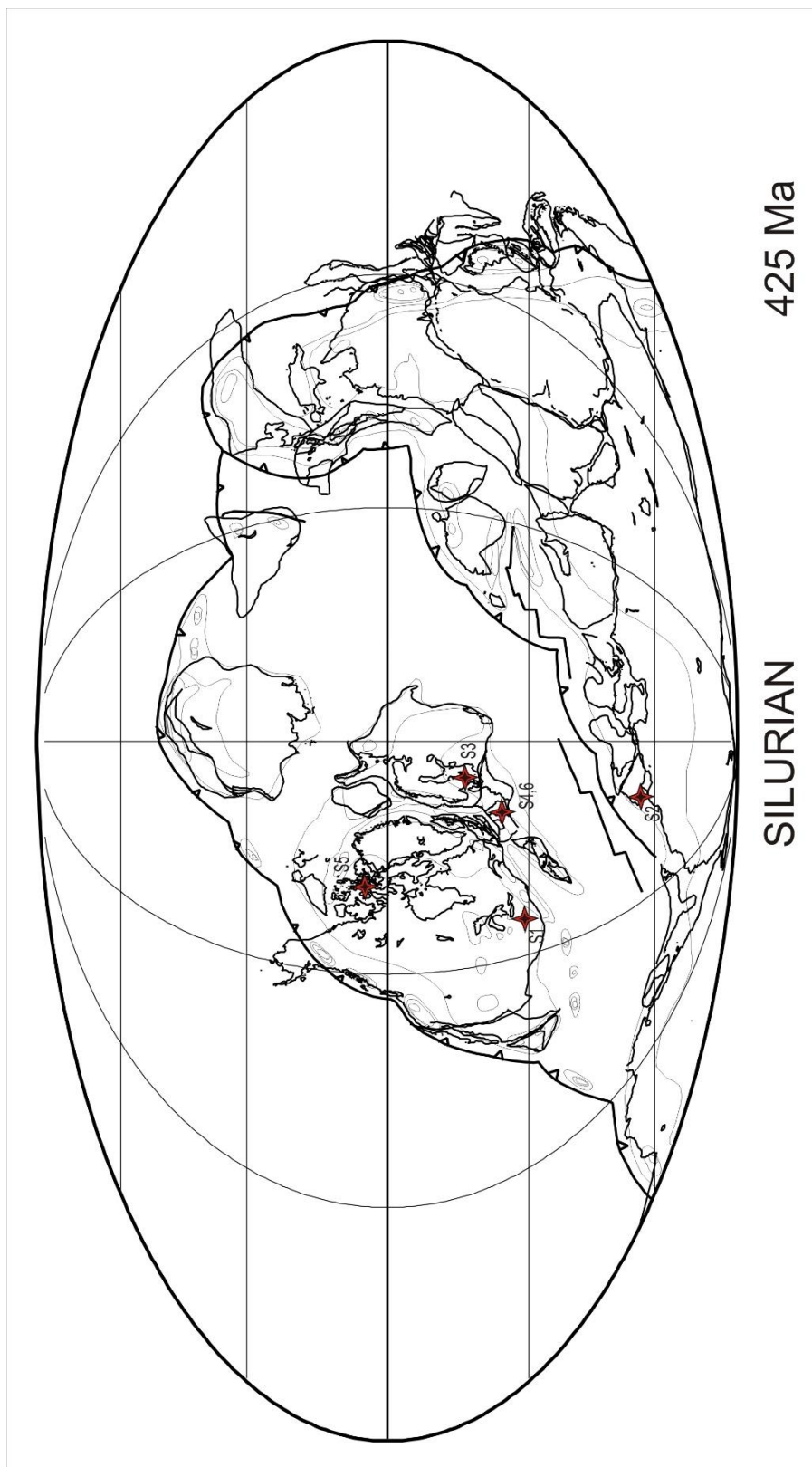
Příloha 3

Mapa rozmístění ordovických lokalit s popsány SCF (viz podkapitola 6.3 Ordovik). Lokality umístěny do mapy představující rozložení kontinentů ve středním ordoviku (legenda viz Příloha 1).



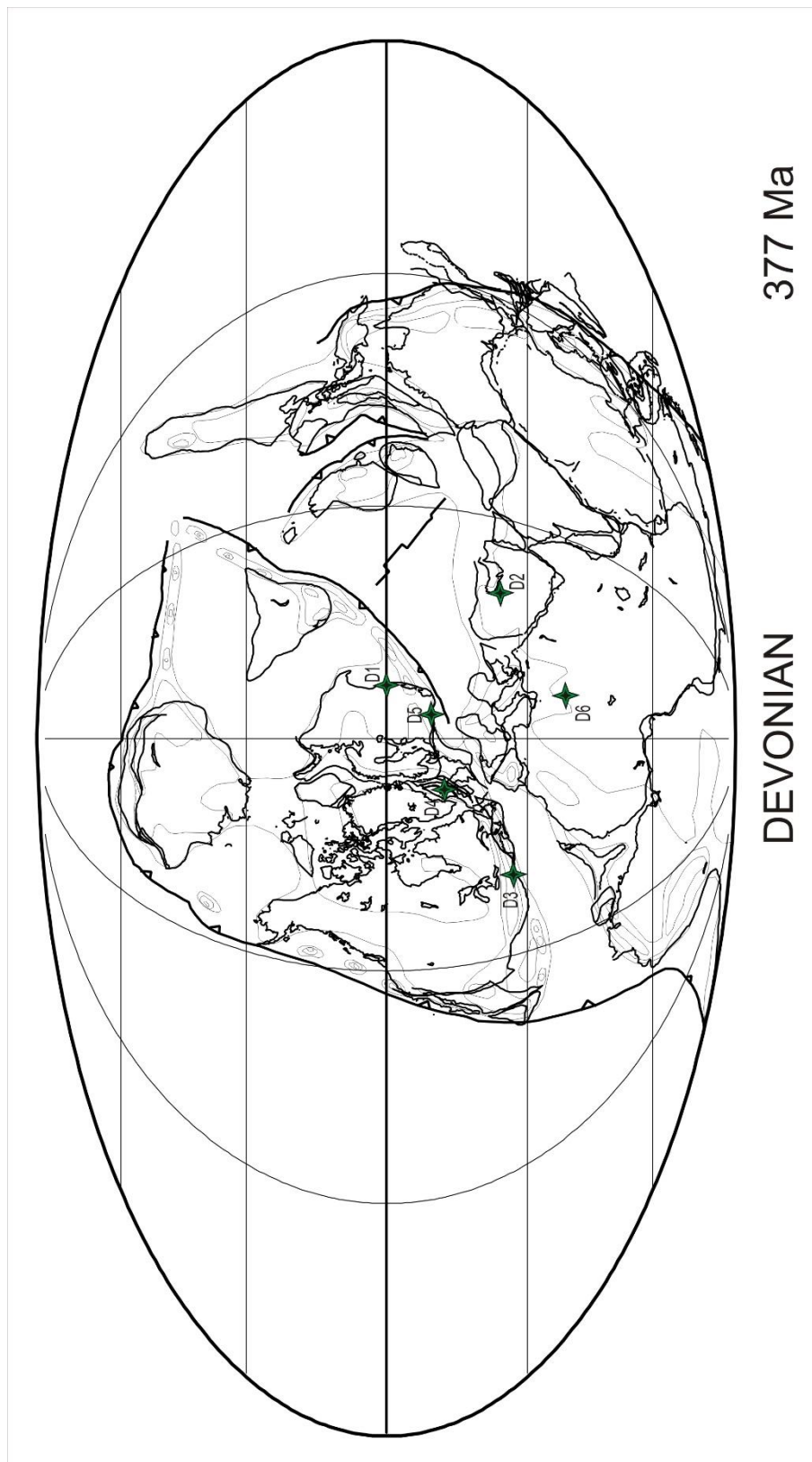
Příloha 4

Mapa rozmístění silurských lokalit s popsány SCF (viz podkapitola 6.4 Silur). Lokality umístěny do mapy představující rozložení kontinentů v oddělení ludlow (legenda viz Příloha 1).



Příloha 5

Mapa rozmístění devonských lokalit s popsanými SCF (viz podkapitola 6.5 Devon). Lokality umístěny do mapy představující rozložení kontinentů ve svrchním devonu (legenda viz Příloha 1).



Příloha 6

Seznam lokalit s vybranými zdroji, současným umístěním a litologií odebíraných horninových vzorků.

Prekambrické lokality

Pc1 Łopiennik IG–1, Włodawa Formation (Moczydłowska et al. 2015) – Polsko – sled střídajících se břidlic a pískovců obsahujících fosforitové nodule

Kambrické lokality

C1 Little Bear a Colville Hills, souvrství mount cap (Butterfield & Nicholas 1996, Harvey & Butterfield 2008, Harvey & Butterfield 2011) – Kanada – jílovce

C2 Souvrství deadwood (vrtná jádra), souvrství earlie (Harvey et al. 2012a,b, Harvey & Pedder 2013, Smith et al. 2015, Harvey 2017) – Kanada – jílovce až prachovce

C3 Thorn Hill, nolichuky shale (Harvey & Pedder 2013) – USA, Tennessee – jílovce, prachovce

C4 Souvrství forteau (Harvey 2010, Butterfield & Harvey 2012) – Kanada – jílovce

C5 Souvrství mahto (Butterfield & Harvey 2012, Smith et al. 2015) – Kanada

C6 Souvrství hess river (Butterfield & Harvey 2012, Smith et al. 2015) – Kanada

C7 Souvrství pika (Butterfield & Harvey 2012, Smith et al. 2015) – Kanada

C8 Souvrství burghess shale (Butterfield & Harvey 2012, Smith et al. 2015) – Kanada – jílovce

C9 Souvrství kaili (Harvey et al. 2011, Smith et al. 2015) – Čína – jílovce

C10 Souvrství file haidar (vrtná jádra) (Slater et al. 2017) – Švédsko – jílovce, prachovce, pískovce

C11 Profily Barrios de Luna a Porma, souvrství láncara (Palacios et al. 2014) – Španělsko – jílovce

C12 Vrt Chigüiro –1, pánev Llanos (Smith et al. 2016) – Kolumbie – jílovce

C13 Vrt Serkino–1, skupina kessyusa (Nagovitsin 2011) – Rusko – jílovce

C14 Souvrství Iontova a Voosi (Harvey et al. 2018) – Estonsko, Litva, Rusko – slabě litifikované jílovce až prachovce bohaté jílem illit–smektitového složení

C15 Pasecké břidlice (Fatka & Konzalová 1995) – Česká republika – jílovce

C16 Souvrství Buen (Slater et al. 2018b) – Dánsko, Grónsko – jílovce až jemnozrné pískovce

C17 Souvrství Chapel Island a Random, poloostrov Burin (Palacios et al. 2017) – Kanada – jílovce až prachovce

C18 Vrtý Rajbrot 1 a Rajbrot 2, souvrství Rajbrot (Jachowicz & Moryc 1995) – Polsko – prachovce až pískovce

C19 Pararské vápence (Zang in Gravestock 2001) – Austrálie

Ordovické lokality

O1 Hora Kinnekulle, lannské a holenské vápence (Errikson et al. 2016) – Švédsko – vápence

O2 Winneshiek Lagerstätte, Winneshiek Shale (Nowak et al. 2017) – USA, Iowa – jílovité břidlice s písčitou příměsí

O3 Souvrství Whirlpool a Power Glen (Schröer et al. 2016) – USA, New York – jílovce

Silurské lokality

S1 Souvrství Tuscarora (Beck & Strother 2008) – USA, Pennsylvánie – jílovce, pískovce

S2 El Pintado reservoir, jednotka Zafra-Córdoba-Alanís (Loydell et al. 2015) – Španělsko – černé (graptolitové) břidlice

S3 Souvrství Halla a Klinteberg (Jarochovska et al. 2016) – Švédsko – vápence, místy s výraznou jílovitou příměsí

S4 Lom Capel Horeb, souvrství Upper Roman Camp (Edwards 1982) – Velká Británie, Wales – jílovce, prachovce

S5 Souvrství Read Bay (McGregor a Narbonne 1978) – Kanada – prachovité břidlice, nabožacené organickou hmotou

S6 Souvrství Downton Castle sandstone (Jeram et al. 1990, 1996, Manning & Dunlop 1995, Shear & Selden 1995) – Velká Británie, Anglie – jílovce, prachovce

Devonské lokality

D1 Souvrství tyver (Filipiak et al. 2011) – Ukrajina – jílovce, prachovce, vápence

D2 Souvrství jauf (Breuer 2007a,b) – Saudská Arabie – jílovce, prachovce, jemnozrnné pískovce

D3 Gilboa, souvrství Panther mountain (Shear et al. 1984); souvrství Onteora – USA, New York – jílovce bohaté organickou hmotou

D4 Windyfield Chert (Anderson & Trewin 2003) – Velká Británie, Skotsko – jílovce

D5 Hornoslezský a Małopolský blok (Filipiak & Zatoń 2011) – Polsko – jílovce, pískovce, slepence

D6 Soubor lokalit a odběrů z vrtů v oblasti centrální a severovýchodní Sahary (Taugourdeau 1967)

Zdroje

ALLISON, P.A. & BRETT, C.E. 2005. In situ benthos and paleo-oxygenation in the Middle Cambrian Burgess Shale, British Columbia, Canada. *Geology* 23(12), 1079–1082. DOI: 10.1130/0091-7613(1995)023<1079:ISBAPO>2.3.CO;2

ANDERSON, E.P., SCHIFFBAUER, J.D. & XIAO, S. 2011. Taphonomic study of Ediacaran organic-walled fossils confirms the importance of clay minerals and pyrite in Burgess Shale-type preservation. *Geology* 39(7), 643–646. DOI: 10.1130/G31969.1

ANDERSON, L.I. & TREWIN, N. H. 2003. An early Devonian arthropod fauna from the Windyfield cherts, Aberdeenshire, Scotland. *Palaeontology* 46(3), 467–509. DOI: 10.1111/1475-4983.00308

BARTRAM, K.M., JERAM, A.J. & SELDEN, P.A. 1987. Arthropod cuticles in coal. *Journal of the Geological Society* 144(3), 513–517. DOI: 10.1144/gsjgs.144.3.0513

BASSETT, M.G., BEVINS, R.E., GIBBONS, W. & HOWELLS, M.F. 1986. A Geotraverse through the Caledonides of Wales, 29–76. In FETTES, D.J., HARRIS, A.L. *Synthesis of the Caledonnian Rocks of Britain*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.

BECK, J.H., STROTHER, P.K. 2008. Miospores and Cryptospores from the Silurian Section at Allenport, Pennsylvania, USA. *Journal of Paleontology* 82(5), 857–883. DOI: 10.1666/08-009R.1

BREUER, P. 2007. Devonian Miospore Palynology in Western Gondwana: An application to oil exploration. Vol. I: Explanatory Notes. 117 pp. PhD thesis, Université de Liège, Belgique.

BREUER, P. 2007. Devonian Miospore Palynology in Western Gondwana: An application to oil exploration. Vol. III: Taxonomy. 473 pp. PhD thesis, Université de Liège, Belgique.

BRIGGS, D.E.G. 2003. The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31, 275–301. DOI: 10.1146/annurev.earth.31.100901.144746

BUTTERFIELD, N.J. 1990. Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale. *Paleobiology* 16(3), 272–286. DOI: 10.1017/S0094837300009994

BUTTERFIELD, N.J. 1994. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada. *Nature* 369, 477–479. DOI: 10.1038/369477a0

BUTTERFIELD, N.J. 1995. Secular distribution of Burgess-Shale-type preservation. *Lethaia* 28(1), 1–13. DOI: 10.1111/j.1502-3931.1995.tb01587.x

- BUTTERFIELD, N.J. 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. *Integrative and Comparative Biology* 43(1), 166–177. DOI: 10.1093/icb/43.1.166
- BUTTERFIELD, N.J. & HARVEY, T.H.P. 2012. Small carbonaceous fossils (SCFs): A new measure of early Paleozoic paleobiology. *Geology* 40(1), 71–74. DOI: 10.1130/G32580.1
- BUTTERFIELD, N.J. & NICHOLAS, C.J. 1996. Burgess Shale–Type Preservation of Both Non-Mineralizing and 'Shelly' Cambrian Organisms from the Mackenzie Mountains, Northwestern Canada. *Journal of Paleontology* 70(6), 893–899. DOI: 10.1017/S0022336000038579
- DUNLOP, J.A. 1996. A trigonotarbid arachnid from the Upper Silurian of Shropshire. *Palaeontology* 39(3), 605–614.
- EDWARDS, D. 1982. Fragmentary non-vascular plant microfossils from the late Silurian of Wales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 84, 223–256. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1982.tb00536.x
- ERIKSSON, M.E., LINDSKOG, A., SERVAIS, T., HINTS, O. & TONAROVÁ, P. 2016. Darriwilian (Middle Ordovician) worms of southern Sweden. *GFF* 138(4), 502–509, DOI: 10.1080/11035897.2016.1181102
- ERIKSSON, M.E. & WALOSZEK, D. 2016. Half-a-billion-year-old microscopic treasures—the Cambrian ‘Orsten’ fossils of Sweden. *Geology Today* 32(3), 115–120. DOI: 10.1111/gto.12141
- ERIKSSON, M.E., PARRY, L.A. & RUDKIN, D.M. 2017. Earth’s oldest ‘Bobbitt worm’ – gigantism in a Devonian eunicidan polychaete. *Scientific Reports* 7(43061), <https://www.nature.com/srep>, 1–10. DOI: 10.1038/srep43061
- FATKA, O. & KONZALOVÁ, M. 1995. Microfossils of the Paseky Shale (Lower Cambrian, Czech Republic). *Journal of the Czech Geological Society* 40(4), 55–66.
- FILIPIAK, P. 2011. Palynology of the Lower and Middle Devonian deposits in southern and central Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166(3–4), 213–252. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2011.05.010
- FILIPIAK, P. & ZATOŃ, M. 2011. Plant and animal cuticle remains from the Lower Devonian of southern Poland and their palaeoenvironmental significance. *Lethaia* 44(4), 397–409. DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00251.x
- FILIPIAK, P., ZATOŃ, M., SZANIAWSKI, H., WRONA, R. & RACKI, G. 2012. Palynology and microfacies of Lower Devonian mixed carbonate–siliciclastic deposits in Podolia, Ukraine. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(4), 853–877. DOI: 10.4202/app.2011.0184

- FLETCHER, T.P., COLLINS, D. 2009. Geology and stratigraphy of the Burgess Shale formation on Mount Stephen and fossil ridge, 33–53. *In* CARON, J.–B., RUDKIN, D. (eds) *A BURGESS SHALE PRIMER – History, Geology and Research Highlights – Field Trip Companion Volume*. Burgess Shale Consortium, Toronto, Ontario.
- GABBOTT, S. & ZALASIEWICZ, J. 2009. Sedimentation of the Phyllopod bed within the Cambrian Burgess shale formation, 55–61. *In* CARON, J.–B., RUDKIN, D. (eds) *A BURGESS SHALE PRIMER – History, Geology and Research Highlights – Field Trip Companion Volume*. Burgess Shale Consortium, Toronto, Ontario.
- GAINES, R.R., BRIGGS, D.E.G. & YUANLONG, Z. 2008. Cambrian Burgess Shale–type deposits share a common mode of fossilization. *Geology* 36(10), 755–758. DOI: 10.1130/G24961A.1
- GAINES, R.R., HAMMARLUND, E.U., HOU, X., QI, CH., GABBOTT, S.E., ZHAO, Y., PENG, J. & CANFIELD, D.E. 2012. Mechanism for Burgess Shale–type preservation. *PNAS* 109(14), 5180–5184. DOI: 10.1073/pnas.1111784109
- GEYER, G., ELICKI, O., FATKA, O., ŻYLIŃSKA, A. 2008. Cambrian. 155–202. *In* MCCAN, T. (ed.) *Geology of Central Europe*. Geological Society of London, London.
- GREGGS, D.H. 2000. The Stratigraphy, Sedimentology, and Structure of the Lower Paleozoic Deadwood Formation of Western Canada. 530 pp. Master thesis, Faculty of graduate studies, Calgary, Alberta.
- GIMÉNEZ-MONTSANT, J., CALVER, F. & TUCKER, M.E. 1999. Silica diagenesis in Eocene shallow-water platform carbonates, southern Pyrenees. *Sedimentology* 46, 969–984. DOI: 10.1046/j.1365-3091.1999.00231.x
- HARVEY, T.H.P. & BUTTERFIELD, N.J. 2008. Sophisticated particle–feeding in a large Early Cambrian crustacean. *Nature* 452, 868–871. DOI: 10.1038/nature06724
- HARVEY, T.H.P. & BUTTERFIELD, N.J. 2011. Great Canadian Lagerstätten 2. Macro- and Microfossils of the Mount Cap Formation (Early and Middle Cambrian, Northwest Territories). *Geoscience Canada* 38(4), 165–173.
- HARVEY, T.H.P. & BUTTERFIELD, N.J. 2017. Exceptionally preserved Cambrian loriciferans and the early animal invasion of the meiobenthos. *Nature Ecology & Evolution* 1(0022), 1–5. DOI: 10.1038/s41559-016-0022
- HARVEY, T.H.P., VÉLEZ, M.I. & BUTTERFIELD, N.J. 2012a. Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation. *PNAS* 109(5), 1589–1594. DOI: 10.1073/pnas.1115244109
- HARVEY, T.H.P., VÉLEZ, M.I. & BUTTERFIELD, N.J. 2012b. Small carbonaceous fossils of the Earlie and Deadwood formations (middle Cambrian to lower Ordovician) of southern Saskatchewan. *In summary of investigations 2012. Saskatchewan Geological Survey* 1, 1–8.

- HARVEY, T.H.P., ORTEGA-HERNANDÉZ, J., LIN, J.-P., YUANLONG, Z. & BUTTERFIELD, N.J. 2012c. Burgess Shale–type microfossils from the middle Cambrian Kaili Formation, Guizhou Province, China. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(2), 423–436. DOI: 10.4202/app.2011.0028
- HARVEY, T.H.P. & PEDDER, B.E. 2013. Copepod mandible palynomorphs from the Nolichucky Shale (Cambrian, Tennessee): Implications for the taphonomy and recovery of small carbonaceous fossils. *Palaaios* 28(5), 278–284. DOI: 10.2110/palo.2012.p12-124r
- HAUG, J.T., HÜBERS, M., HAUG, C., MAAS, A., WALOSZEK, D., SCHNEIDER, J.W. & KERP, H. 2014. Arthropod cuticles from the upper Viséan (Mississippian) of eastern Germany. *Bulletin of Geosciences* 89(3), 541–552. DOI: 10.3140/bull.geosci.1485
- HAVLÍČEK, V. 1998. Příbram–Jince Basin, 19–38. In CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KŘÍŽ, J., KUKAL, Z., ŠTORCH, P. *Palaeozoic of the Barrandien*. Česká geologická služba, Praha.
- CHLUPÁČ, I. 2011. Kambrium – moře bohatě ožívají, 55–70. In CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J. STRÁNÍK, Z. *Geologická minulost České republiky*. Nakladatelství Academia, Praha.
- JACHOWICZ, M. & MORYC, W. 1995. Platformowe utwory dolnego kambru z wierceń Rajbrot 1 i 2 na południe od Bochni. *Przegląd Geologiczny* 43(11), 935–940.
- JAROSCHOWSKA, E., BREMER, O., HEIDLAS, D., PRÖPSTER, S., VANDENBROUCKE, T.R.A. & MUNNECKE, A. 2016. End–Wenlock terminal Mulde carbon isotope excursion in Gotland, Sweden: Integration of stratigraphy and taphonomy for correlations across restricted facies and specialized faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457, 304–322. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.06.031
- JAROSCHOWSKA, E., TONAROVÁ, P., MUNNECKE, A., FERROVÁ, L., SKLENÁŘ J. & VODRÁŽKOVÁ, S. 2013. An acid–free method of microfossil extraction from clay–rich lithologies using the surfaktant Rewoquat. *Palaeontologia Electronica* 16(3), <http://www.palaeo-electronica.org>, 1–16. DOI: 10.26879/382
- JERAM, A.J., SELDEN, P.A & EDWARDS, D. 1990. Land Animals in the Silurian: Arachnids and Myriapods from Shropshire, England. *Science* 250(4981), 658–661. DOI: 10.1126/science.250.4981.658
- JOHNSON, N.G. 1985. Early silurian palynomorphs from the Tuscarora formation in central Pennsylvania and their paleobotanical and geological significance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 45(3–4), 307–359. DOI: 10.1016/0034-6667(85)90006-5
- KETHLEY, J.B., NORTON, R.A., BONAMO, P.M., SHEAR, W.A. 1989. A terrestrial alicorgagiid mite (Acari: Acariformes) from the Devonian of New York. *Micropalaeontology* 35(4), 367–373. DOI: 10.2307/1485678

- LIU, H.P., MCKAY, R.M., YOUNG, J.N., WITZKE, B.J., MCVEY, K.J. & LIU, X. 2006. A new Lagerstätte from the Middle Ordovician St. Peter Formation in northeast Iowa, USA. *Geology* 34(11), 969–972. DOI: 10.1130/G22911A.1
- LOYDELL, D.K., FRÝDA, J. & GUTIÉRREZ–MARCO, J.C. 2015. The Aeronian/Telychian (Llandovery, Silurian) boundary, with particular reference to sections around the El Pintado reservoir, Seville Province, Spain. *Bulletin of Geosciences* 90(4), 743–794. DOI: 10.3140/bull.geosci.1564
- MAEDA, H., TANAKA, G., SHIMOBAYASHI, N., OHNO, T. & MATSUOKA, H. 2011. Cambrian Orsten lagerstätte from the Alum shale formation: fecal pellets as a probable source of phosphorus preservation. *Palaios* 26(4), 225–231. DOI: 10.2110/palo.2010.p10-042r
- MAŁKOWSKI, K., RACKI, G., DRYGANT, D., SZANIAWSKI, H. 2009. Carbon isotope stratigraphy across the Silurian–Devonian transition in Podolia, Ukraine: evidence for a global biogeochemical perturbation. *Geological Magazine* 146(5), 674–689. DOI: 10.1017/S0016756809006451
- MANNING, P.L. & DUNLOP, J.A. 1995. The respiratory organs of eurypterids. *Paleontology* 38(2), 287–297.
- MCGREGOR, D.C. & NARBONNE, G.M. 1978. Upper Silurian trilete spores and other microfossils from the Read Bay Formation, Cornwallis Island, Canadian Arctic. *Canadian Journal of Earth Sciences* 15, 1292–1303. DOI: 10.1139/e78-136
- MOCZYDŁOWSKA, M. 1991. Acritarch biostratigraphy of the Lower Cambrian and Precambrian–Cambrian boundary in southeastern Poland. *Fossils and Strata* 29, 1–127.
- MOCZYDŁOWSKA, M., BUDD, G.E. & AGIĆ, H. 2015. Ecdysozoan-like sclerites among Ediacaran microfossils. *Geological Magazine* 152(6), 1145–1148. DOI: 10.1017/S001675681500045X
- NAIMARK, E., KALININA, M. & BOEVA, N. 2018. Persistence of external anatomy of small crustaceans in a long term taphonomic experiment. *Palaios* 33(4), 154–163. DOI: 10.2110/palo.2017.083
- NAGOVITSIN, E.K. 2011. Macrofossils and microfossils in the Kessyusa Formation from boreholes drilled in the Molodo River area (Arctic region, Siberian Craton), 63–64. In Grazhdankin, D.V. & Marusin, V.V. *Neoproterozoic sedimentary basins: stratigraphy, geodynamics and petroleum potential*. Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. International Conference Novosibirsk.
- NAGOVITSIN, K.E., ROGOV, V.I., MARUSIN, V.V., KARLOVA, G.A., KOLESNIKOV, A.V., BYKOVA, N.V. & GRAZHDANKIN, D.V. 2015. Revised Neoproterozoic and Terreneuvian stratigraphy of the Lena-Anabar Basin and north-western slope of the Olenek Uplift, Siberian Platform. *Precambrian Research* 270, 226–245. DOI: 10.1016/j.precamres.2015.09.012

- NORTON, R.A., BONAMO, P.M., GRIERSON, J.D. & SHEAR, W.A. 1988. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. *Journal of Paleontology* 62(2), 259–269. DOI: 10.1017/S0022336000029905
- NOWAK, H., SERVAIS, T., PITTET, B., VAUCHER, R., AKODAD, M., GAINES, R. R. & VANDENBROUCKE, T.R.A. 2016. Palynomorphs of the Fezouata Shale (Lower Ordovician, Morocco): Age and environmental of the Fezouata Biota. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 460, 62–74. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.03.007
- NOWAK, H., HARVEY, T.H.P., LIU, H.P., MCKAY, R.M. & SERVAIS, T. 2017. Exceptionally preserved arthropodan microfossils from the Middle Ordovician Winneshiek Lagerstätte, Iowa, USA. *Lethaia* 51(2), 267–276 DOI: 10.1111/let.12236. 1–10
- PALACIOS, T., JENSEN, S., BARR, S.M., WHITE, C.E. & MYROW, P.M. 2017. Organic-walled microfossils from the Ediacaran–Cambrian boundary stratotype section, Chapel Island and Random Formations, Burin Peninsula, Newfoundland, Canada: Global correlation and significance for the evolution of early complex ecosystems. *Geological Journal*, 1–15. DOI: 10.1002/gj.2998
- PALACIOS, T., JENSEN, S., SÁNCHEZ, I.C. & MUS, M.M. 2014. First Lower Cambrian record of *Wiwaxia* from north-west Gondwana: small carbonaceous fossils from the Lancara Formation, Cantabrian Mountains, northern Spain. *The Paleontological Association 58th Annual Meeting, Programme Abstracts and AGM papers*, 90.
- PENG, S., BABCOCK, L.E. & COOPER, R.A. 2012. The Cambrian Period, 437–489. In GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G., SCHMITZ, M.D., OGG, G.M. (ed.). *Time Scale 2012, Volume 1*. Elsevier, Amsterdam.
- PEDDER, B. 2012. The palynology and stratigraphy of the Cambrian Nolichucky Shale and associated formations at Thorn Hill, Tennessee, USA. 231 pp. PhD thesis, University of Sheffield, USA.
- ROBARDET, M. & GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. 2004. The Ordovician, Silurian and Devonian sedimentary rocks of the Ossa-Morena Zone (SW Iberian Peninsula, Spain). *Journal of Iberian Geology* 30, 73–92.
- SHEAR, W.A., BONAMO, P.M., GRIERSON, J.D., ROLFE, W.D.I., SMITH, E.L. & NORTON, R.A. 1984. Early Land Animals in North America: Evidence from Devonian Age Arthropods from Gilboa, New York. *Science* 224, 492–494. DOI: 10.1126/science.224.4648.492
- SHEAR, W.A. & SELDEN, P.A. 1995. Eoarthropleura (Arthropoda, Arthropleurida) from the Silurian of Britain and the Devonian of North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 196(3), 347–375.
- SHEN, C., PRATT, B.R., LAN, T., HOU, J.-B., CHEN, L., HAO, B.-Q. & ZHANG, X.-G. 2013. The search for Orsten-type fossils in southern China. *Paleoworld* 22(1–2), 1–9. DOI: 10.1016/j.palwor.2013.04.001

- SCHRÖER, L., VANDENBROUCKE, T.R.A., HINTS, O., STEEMAN, T., VERNIERS, J., BRETT, C.E., CRAMER, B.D. & MCLAUGHLIN, P.I. 2016. A Late Ordovician age for the Whirlpool and Power Glen formations, New York. *Canadian Journal of Earth Sciences* 53, 739–747. DOI: 10.1139/cjes-2015-0226
- SLATER, B.J., HARVEY, T.H.P., GUILBAUD, R. & BUTTERFIELD, N.J. 2017. A cryptic record of Burgess Shale-type diversity from the early Cambrian of Baltica. *Palaeontology* 60(1), 117–140. DOI: 10.1111/pala.12273
- SLATER, B.J., HARVEY, T.H.P. & BUTTERFIELD, N.J. 2018a. Small carbonaceous fossils (SCFs) from the Terreneuvian (lower Cambrian) of Baltica. *Palaeontology* 61(3), 417–439. DOI: 10.1111/pala.12350
- SLATER, B.J., WILLMAN, S., BUDD, G.E. & PEEL, J.S. 2018b. Widespread preservation of small carbonaceous fossils (SCFs) in the early Cambrian of North Greenland. *Geology* 46(2), 107–110. DOI: 10.1130/G39788.1
- SMITH, M.R., HARVEY, T.H.P. & BUTTERFIELD, N.J. 2015. The macro- and microfossil record of the cambrian priapulid *Ottoia*. *Palaeontology* 58(4), 705–721. DOI: 10.1111/pala.12168
- SMITH, M.R., HUGHES, G.M.G., VARGAS, M.C. & de la Parra, F. 2016. Sclerites and possible mouthparts of *Wiwaxia* from the temperate palaeolatitudes of Colombia, South America. *Lethaia* 49(3), 393–397. DOI: 10.1111/let.12154
- TAUGOURDEAU, P. 1967. Débris microscopiques d'Euryptérides du Paléozoïque saharien. *Revue de Micropaléontologie* 10(2), 119–127.
- TREWIN, N.G. 1994. Depositional environment and preservation of biota in the Lower Devonian hot-springs of Rhynie, Aberdeenshire, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* 84, 433–442. DOI: 10.1017/S0263593300006234
- VAN ROY, P., BRIGGS, D.E.G. & GAINES, R.R. 2015. The Fezouata fossils of Morocco; an extraordinary record of marine life in the Early Ordovician. *Journal of the Geological Society* 172, 541–549. DOI: 10.1144/jgs2015-017
- WOTTE, T. 2009. Re-interpretation of a Lower–Middle Cambrian West Gondwanan ramp depositional system: a case study from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Facies* 55(3), 473–487. DOI: 10.1007/s10347-008-0174-0
- WRIGHT, A.E., FAIRCHILD, I.J., MOSELEY, F. & DOWNIE, C. 1993. The Lower Cambrian Wrekin Quartzite and the age of its unconformity on the Ercall Granophyre. *Geological Magazine* 130(2), 257–264. DOI: 10.1017/S0016756800009900
- ZANG, W.-L. 2001 Acritarchs, 74–85. In GRAVESTOCK, D.I., ALEXANDR, E.M., DEMIDENKO, Y.E., ESAKOVA, N.V., HOLMER, L.E., JAGO, J.B., TIAN-RUI, L., MELNIKOVA, L.M., PARKHAEV, P.Y., ROZANOV, A.Y., USHTINSKAYA, G.T., WEN-LONG, Z., ZHEGALLO, E.A. & ZHURAVLEV, A.Y. *The Cambrian biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia*. Russian Academy of Sciences: Transactions of the Palaeontological Institute, Moskva.

ZANG, W.-L., MOCZYDŁOWSKA, M. & JAGO, J.B. 2007. Early Cambrian acritarch assemblage zones in South Australia and global correlation. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 33, 141–177.

Podkladová mapa pro přílohu 1 byla stažena z <http://freevectormaps.com>.

Podkladové mapy pro přílohy číslo 2–5 jsou dílem doc. RNDr. O. Fatky, CSc.

Upraveny dle TORSVIK, H.T & COCKS, L.R.M. Chapter 2 New global palaeogeographical reconstructions for the Early Palaeozoic and their generation, 5–24. In HARPER, D. A. T. & SERVAIS, T. (ed.) 2013. *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography*. Geological Society, London, Memoirs, 38.